Numéro d'ordre :

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE CAEN

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Ferdinand GIDON

DOCTEUR EN MÉDECINE

1re THÈSE. — Essai sur l'organisation générale et le développement de l'Appareil conducteur dans la tige et dans la feuille des Nyctaginées.

2e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le Juin 1900

COMMISSION D'EXAMEN

MM. JOYEUX-LAFFUIE, *Président.*
LIGNIER,
BIGOT, *Examinateurs.*

ACAD. LUGDUNAT. BIBL.

CAEN
IMPRIMERIE E. LANIER, 1 & 3, RUE GUILLAUME

1900

UNIVERSITÉ DE CAEN

FACULTÉ DES SCIENCES

MM.	
DE SAINT GERMAIN,	Doyen, professeur de Mécanique.
DITTE,	Membre de l'Institut, Doyen honoraire.
JOYEUX-LAFFUIE,	Professeur de Zoologie.
RIQUIER,	— de Calcul différentiel et intégral.
LOUÏSE,	— de Chimie.
LIGNIER,	— de Botanique.
BIGOT,	— de Géologie.
HUET,	Professeur adjoint, maître de conférences de Zoologie.
BESSON,	Professeur adjoint, maître de conférences de Chimie.
HOULLEVIGUE,	chargé du cours de Physique.
GUINCHANT,	Maître de conférences de Physique.
LÉGER,	— de Botanique.
LELIEUVRE,	chargé de conférences de Mathématiques.
GALLOU,	Secrétaire.

A Monsieur le Professeur O. LIGNIER

Hommage reconnaissant

F. GIDON.

certaines zônes de la tige, extérieures à la première couronne, *deviennent génératrices*, et donnent naissance à de nouveaux faisceaux.

C'est donc là, comme on le voit, une explication *purement histogénique*. Remarquons d'ailleurs que, dans ce système, c'est à bon droit qu'on parle *d'anomalie*. Car, ainsi comprise, la structure de ces tiges semble bien résulter de ce que certains faisceaux « *surnuméraires* » apparaissent dans des tissus qui, *normalement*, ne sont pas doués du pouvoir d'en produire.

Bien différente est l'interprétation *purement anatomique* que je crois pouvoir donner des mêmes faits.

Je pars de ce principe, vérifié d'ailleurs, que l'appareil libéro-ligneux caulinaire *tout entier* est formé par l'association de courants libéro-ligneux distincts descendus des feuilles et des rameaux. *La structure définitive d'une tige quelconque peut donc s'expliquer entièrement par la façon dont se disposent les uns par rapport aux autres ces divers systèmes de courants libéro-ligneux descendants.* Or leur marche est, suivant les plantes, bien différente. A leur sortie des feuilles, ils peuvent se disséminer dans la tige à toutes les profondeurs du tissu fondamental, comme c'est le cas chez les *Monocotylédones;*— ils peuvent au contraire se distribuer sur une ligne circulaire unique, comme chez les *Dicotylédones ordinaires ;* — ils peuvent enfin réaliser l'une quelconque des dispositions plus rares qu'on observe dans diverses familles, et, en particulier, chez les plantes qui nous occupent. Ce sont là autant de *cas particuliers*, inégalement fréquents sans doute, mais dont aucun ne peut être considéré comme le cas *normal*, tandis que les autres seraient des *anomalies*.

Rien ne nous autorise donc, dans ce nouveau système, à considérer comme une anomalie la structure propre aux tiges de certaines *Cyclospermées. Pour expliquer cette structure, nous n'aurons qu'à examiner par suite de quelles circonstances les courants libéro-ligneux qui descendent des feuilles arrivent à se répartir, sur les sections transversales inférieures, suivant le mode général indiqué plus haut.*

Quelques mots suffiront maintenant pour indiquer le plan de ce travail.

L'étude du procambium a dû naturellement précéder celle des tissus libéro-ligneux plus tardifs. D'autre part, j'ai été amené à faire entrer dans le cadre de mes recherches l'étude de la feuille, dont la connais-

sance peut compléter utilement celle de la tige. Je donne immédiatement après cette entrée en matière, un historique rapide destiné seulement à indiquer les points sur lesquels les recherches antérieures devaient naturellement attirer mon attention.

Je ne publie dans ce travail que la partie de mes recherches qui a trait aux *Nyctaginées*. Diverses particularités dès maintenant connues recommandaient d'ailleurs cette famille pour une étude du genre de celle-ci. En outre, jusqu'ici, elle a moins souvent que ses congénères attiré l'attention des anatomistes. Je donne à propos de la feuille quelques renseignements histologiques qui sont peut-être inédits. En outre, j'ai eu l'occasion d'indiquer chemin faisant en quoi les *Nyctaginées* diffèrent, à certains égards du moins, de diverses autres *Cyclospermées*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. Acqua (Cam.). Sulla distribuzione dei fasci fibrovascolari nel loro decorso dal fusto allo foglia. (*Annuario del R. Instituto bot. di Roma*, anno III, fasc. 1, Milano 1887).

2. d'Arbaumont. Note sur le Péricycle (*Bull. Soc. bot. de France*, t. XXXIII, 1886, p. 141).

3. Sigrid Anderson. Om de primära kärlsträngarnes utveckling hos Monokotyledonerma. (*Sv. V. Akad.*, 1887, Bd 13, Abth III).

4. Id. (*Botanisches Centralblatt*, XXXIII, 1898-1899).

5. de Bary (A.). Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, Leipzig, 1877.

6. Bertrand (C.-Eg.). Théorie du faisceau. (*Bull. sc. du dép. du Nord*, 2e sér., 3e ann., 1880).

7. Caspary (R.). Die Hydrophylleen. (*Pr. Jahrbücher f. wiss. Bot.* Bd I, 1858).

8. Id. Bemerkungen über die Schutzscheide und die Bildung des Stammes und der Wurzel. (*Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*. Bd IV, 1865-1866, Leipzig).

9. Chatin. Application de l'anatomie comparée végétale à la classification. *Thèse*. Paris, 1840.

10. Id. Sur le nombre et la symétrie des faisceaux libéro-ligneux du pétiole, dans leurs rapports avec le perfectionnement des espèces végétales. (*Bull. de la Soc. Bot. de France*, t. XLIV (3e sér., t. IV), 1897).

11. Dangeard (P.-A.). Recherches de morphologie et d'anatomie végétales. (*Le Botaniste*, 1re sér., 5e fasc. Caen, 1889).

12. Dickson. (*Transl. and Proceed. bot. Soc. of Edimburg*, vol. XIV, 1880).

13. Falkenberg (P.). Beiträge zur Anatomie der Monocotylen Vegetationsorgane. *Inaugural Dissertation*, Göttingen, 1875.

14. (1) Finger. Anat. von Mirabilis Jalapa. *Dissertation.* Bonn, 1873.

15. Gaudichaud. Recherches générales sur l'organographie, la physiologie et l'organogénie des végétaux. (*Mémoires de l'Académie des Sciences, t. VIII des Savants étrangers.* Paris, 1841).

16. Gheorghieff (St.). Vergl. Anat. der Chenopodeen. (*Botanische Centralblatt*, 1887).

17. Gravis (A.) Recherches anatomiques sur les organes végétatifs de l'*Urtica dioica* (*Ibid.*, t. XLVII, 1884).

18. Id. Recherches anatomiques et physiologiques sur les *Tradescantia virginica* (*Mémoires couronnés et Mémoires des Savants étrangers publiés par l'Académie royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, t. LVII, 1898).

19. Grönland. Stamm. of gren. anat. bygn. hos Neea etc... (*Vidensk. Meddelels nat. For. Kjobenhavn*, 1872).

20. Guillaud. Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des tissus de la tige chez les Monocotylédones. (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 6e sér., t. V, 1878).

21. Hanstein (J.). De la connexion qui existe entre la disposition des feuilles et structure de la zône ligneuse des Dicotylédones. (*Annales des Sciences naturelles, partie Botanique*, 4e sér., t. VIII. Paris, 1857).

22. Id. Ueber den Zusammenhang der Blattstellung und dem Bau des dycotylen Holzringer. (*Prigsh. Jahr.* I, 1858).

23. Id. Ueber die Verbindung des centralen Holzringe mit der Blattstellung (*Monatsber. d. k. Preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin*, 1857).

24. Heimerl (Ant). Ueber Einlagerung von Calciumoxalat in die Zellwand bei Nyctagineen. (*Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften zu Wien*, XCIII, Bd Hft. IV, 1886).

25. Id. Anat. d. Nyctagineen Denkschrift. (*Wiener Akad.* Bd 53 Abth. II, 1887).

26. Id. Beiträge zur Systematik der Nyctaginaceen XXIII. (*Jahresbericht der k. k. Staats-Oberrealschule im XV Bezirke von Wien*).

27. Id. In *Naturlichen Pflanzenfamilien* III Th. Abth. 1 b., 1889.

(1) 14 *bis.* Fron (G.). Recherches anatomiques sur la racine et la tige des Chénopodiacées. (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 8e sér., t. IX, 1899). (Note ajoutée pendant l'impression).

28. Herail. Recherches sur l'anatomie comparée des tiges chez les Dicotylédones. (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 7e sér., t. II, 1886).

29. Houlbert. Structure comparée du bois chez les Dicotylédones apétales. *Thèse*. Paris, 1893. (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 7e sér., t. XVII).

30. Jost. Ueber Dickenwachsthum und Jahresringbildung. (*Bot. Zeitung*, 1891).

31. Karsten. Die Vegetationsorgane der Palmen (*Abhand. d. kön. Akad. d. Wissensch. zu Berlin*, 1847).

32. Kruch. Sull' origine dei cosidetti fasci di sostegno periciclici dello stelo delle cicoriacee. (*Malpighia*, III, 1889, 358).

33. Id. Ricerche anatomiche ed istogeniche su' la Phytolacca dioica. (*Annuario del R. Instituto bot. di Roma*, An.V, fasc.3.Milano, 1894).

34. Léger (L.-J.). Recherches sur l'origine et les transformations des éléments libériens. (*Mémoires de la Société linnéenne de Normandie*, vol. XIX, fasc. I. Caen, 1897).

35. Lestiboudois. Phyllotaxie anatomique ou recherches sur les causes organiques des diverses distributions des feuilles. (*Ann. des Sc. natur. Bot.*, 3e sér., t. X, 1848).

36. Lignier (O.). Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthées, des Melastomacées et des Myrtacées. *Thèse*. Paris, 1887.

37. Id. Recherches sur l'anatomie des organes végétatifs des Lécythidacées (*Bull. scientif. de la France et de la Belgique*, t. XXI, 1890).

38. Id. De l'influence que la symétrie de la tige exerce sur la distribution, le parcours et les contacts de ses faisceaux libéro-ligneux (*Bull. de la Soc. linnéenne de Normandie*, 4e sér., vol. II, 1889).

39. Id. De la forme du système libéro-ligneux foliaire chez les Phanérogames (*Ibid.*, 4e sér., vol. II, 1889).

40. Id. De l'importance du système libéro-ligneux foliaire en anatomie végétale. (*Comptes-rendus de l'Acad. d. Sciences de Paris*, 6 août 1888).

41. Id. Contributions à la nomenclature des tissus secondaires. (*Bull. de la Soc. linnéenne de Normandie*. 4e série, 9e vol., 1895).

42. Mangin. Origine et insertion des racines adventives et modifications corrélatives de la tige chez les Monocotylédones (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 6e sér., t. XIV, 1882).

43. Martins (Ch.). Nouveaux éléments de Botanique, de Ach. Richard, 9e édition, par Ch. Martins. Paris, 1864.

44. Mirbel (C.-F.). Nouvelles recherches sur les caractères anatomiques et physiologiques qui distinguent les plantes monocotylédones des plantes dicotylédones (*Annales du Muséum*, t. XIII, 1809).

45. Möbius. Ueber das Vorkommen concentrischer Gefässbündel mit centralen Phlœm und peripherischen Xylem 1887.

46. Mohl (H.) Ueber die Cambiumschicht des Stammes der Phanerogamen und ihr Verhältniss zum Dickenwachsthum desselben (*Bot. Zeitung*, 1858).

47. Möller. Holzanatonie. (*Denkschrift. Wiener Akad.*, 1876).

48. Morot (L.). Recherches sur le péricycle ou couche périphérique du cylindre central chez les Phanérogames (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 6e sér., t. XX, 1885).

49. Id. Sur le péricycle. Réponse à M. d'Arbaumont. (*Bull. Soc. bot. de France*, t. XXXIII, 1886, p. 203).

50. Nægeli (Carl). Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. Leipzig, 1858.

51. Petersen. Nyctag. Staeng. Histol. etc...(*Bot. Tidsskrift* Bd XI, 1879, avec résumé français).

52. Petit (L.). Le pétiole des Dicotylédones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxinomie. Thèse. Bordeaux, 1887. (*Mémoires de la Société des Sciences physiques et naturelles de Bordeaux*, 3e sér., t. III, 1887).

53. Regnault. Recherches sur l'anatomie de quelques tiges de Cyclospermées. (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 4e sér., t. XIV, 1860).

54. Sanio (C.). Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung des Holzkorpers. (*Bot. Zeitung*, 1863).

55. Id. Ueber endogene und exogene Gefässbündelbildung (*Bot. Zeitung*, 1864).

56. Schenck. Anat. d. Lianen, 1893.

57. Schleiden. Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. Leipzig, 1861.

58. Schubert. Parenchymscheiden in den Blättern. (*Bot. Centralbl.*, 1897, III, p. 307).

59. Solereder (H.). Ueber den systematischen Wert der Holzstructur bei den Dicotyledonen. München, 1885.

60. Id. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgard, 1898.

61. Strasburger (E.). Ueber den Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, Jena, 1891.

62. Van Tieghem. Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées. (*Bull. Soc. bot. de France*, t. XXIX, n° 4, 1882).

63. Id. Sur le péricycle. Réponse à M. d'Arbaumont. (*Bull. Soc. bot. de France*, t. XXXIII, 1886, p. 152).

64. Id. Traité de Botanique, 2e édition. Paris, 1891.

65. Unger. Ueber den Bau und das Wachsthum des Dicotyledonenstammes. (*Kais. Akad. d. Wiss. zu St-Petersburg*, 1840).

66. Vesque (J.). De l'emploi des caractères anatomiques dans la classification des végétaux. (*Bull. Soc. bot. de France*, t. XXXVI, *Actes du Congrès de Paris*, 1889).

67. Vuillemin. De la valeur des caractères anatomiques au point de vue de la classification des végétaux. Paris, 1884.

68. de Wevre. Note sur le péricycle. (*Comptes-rendus de la Société royale botanique de Belgique*, 1889).

CHAPITRE I^er^

HISTORIQUE

Sommaire. — I. L'anomalie des Cyclospermées, premières données descriptives. — II. Valeur anatomique du « *cambium surnuméraire* ». — III. Fonctionnement de ce « cambium ». — IV. Relations de ce « cambium surnuméraire » et du « cambium normal ». Comparaisons faites avec d'autres tiges de type analogue. — V. Données d'histologie systématique. — VI. Données d'anatomie systématique. Aspect des sections transversales. Valeur systématique et étude raisonnée de ce caractère. — VII. Parcours des faisceaux dans la tige. Etude raisonnée de ce parcours. — VIII. Méthode appliquée ici. Origine supérieure des faisceaux périphériques.

§ I. — L'anomalie des Cyclospermées, premières données descriptives

Lorsqu'on étudie en section transversale une jeune tige de *Nyctaginée*, de *Mirabilis* par exemple, peu après la constitution de la *première* couronne libéro-ligneuse, on constate l'existence d'une zône de recloisonnement circulaire, située dans la tige en dehors des cordons conducteurs déjà constitués.

Cette zône, d'aspect *cambial*, donne tout d'abord naissance vers l'intérieur, sur toute son étendue, à un parenchyme qui prend bientôt tous les caractères de la moelle, puis elle produit, en certains points, de nouveaux cordons libéro-ligneux, qui forment, dans la tige, une seconde couronne, tandis que, dans l'intervalle, elle continue de produire des tissus non vasculaires.

Un peu plus tard, nous retrouvons encore une zône de recloisonnement continue qui passe en dehors des cordons libéro-ligneux de la

seconde rangée. Un certain nombre de couronnes libéro-ligneuses de plus en plus externes apparaissent ainsi successivement. Entre les cordons libéro-ligneux, les tissus non vasculaires produits sont tout d'abord parenchymateux et médulloïdes, puis deviennent prosenchymateux. Plus tardivement apparaissent dans bien des cas, *en dehors* de la zône recloisonnée, contre l'écorce même, quelques rangées de fibres ayant l'aspect de fibres libériennes.

Tels sont, sous leur aspect élémentaire, les faits constatés par les premiers observateurs. Mais cet historique n'a chance d'offrir quelque intérêt que si nous tenons compte, dans une certaine mesure, des idées émises aux diverses époques sur l' « anomalie des *Cyclospermées* » en général, sans nous limiter au cas trop restreint des *Nyctaginées*.

Ch. Martins (43, p. 62), comparant la tige des *Chénopodées* et celle du *Phytolacca dioïca* à celle des grands arbres, admettait que, chez ces plantes, il se produit en quelque sorte plusieurs couches annuelles dans le cours d'une seule période végétative. St. Gheorghieff (16) a également examiné si la physiologie ne pouvait pas expliquer cette organisation spéciale, qui aboutit, en certains points, à une véritable tubérisation de la tige, avec accumulation de réserves dans la région tubérisée.

S'en tenant au côté particulièrement anatomique de la question, Regnault (53), dans un travail qui porte sur les *Cyclospermées* en général, avait donné une description fort exacte de l'accroissement des tiges. Sanio (55), à la suite de ses très importantes recherches sur la formation exogène ou endogène des faisceaux, opposa à l'apparition successive des faisceaux de dehors en dedans, reconnue chez les *Pipéracées*, leur apparition de dedans en dehors, telle qu'il l'avait observée chez *Amaranthus cruentus*, *Mirabilis Jalapa*, etc...

Dans le premier cas, la moelle s'étend jusqu'au cercle vasculaire le plus externe, dans le second, elle est comprise dans les limites du cercle vasculaire le plus interne. Le tissu médulloïde qui peut être extérieur à ce cercle n'est pas réellement de la moelle. A partir du travail de Sanio, on voit apparaître dans les descriptions cette distinction importante des faisceaux véritablement médullaires, et des faisceaux qui sont simplement plongés dans un tissu médulloïde, extérieur à la moelle véritable, bien que cohérent avec elle.

§ II. — Valeur anatomique du « *Cambium surnuméraire* »

A cette époque, les anatomistes attribuaient une grande part dans la formation des tissus de la tige, à l'activité génératrice de ce qu'on appelait *l'anneau d'accroissement,* encore nommé *anneau cambial* ou *revêtement cambial.* Différemment compris, à certains égards, par Karsten (31), Schacht et Mohl (46), il existait, pensait-on, dans toutes les tiges, chez les *Monocotylédones* comme chez les *Dicotylédones,* et, par un recloisonnement à la fois centrifuge et centripète, donnait naissance à tous les tissus de la tige, *écorce*, *moelle* et *faisceaux*. On considérait comme représentant l'anneau d'accroissement mort et lignifié, la zône scléreuse interfasciculaire des *Ruscus* et des *Ombellifères* et, dans certains cas, les zônes sériées dont Caspary (8) reconnut la signification particulière, et qu'il dénomma *gaînes protectrices*. A cette expression, les botanistes modernes ont substitué, abusivement parfois, les termes d'endoderme et d'assise plissée.

Pour Sanio, la zône de recloisonnement qui produit, chez les *Cyclospermées,* des faisceaux et des tissus non vasculaires n'était autre que *l'anneau d'accroissement.* Les faisceaux de la couronne libéro-ligneuse primitive, la plus interne de toutes, étaient eux-mêmes dérivés, au début, de ce même anneau d'accroissement. Mais, pour cet auteur, l'anneau d'accroissement ne prenait aucune part à la formation de l'écorce. Sanio admettait d'ailleurs que, dans certains cas *(Pipéracées),* des faisceaux pouvaient apparaître ailleurs que sur l'anneau d'accroissement, tandis que Karsten (31) expliquait l'apparition des faisceaux profonds, dans les tiges à développement endogène, par un *plissement vers l'intérieur* de l'anneau cambial, survenu au cours du développement.

Dans les ouvrages de Hanstein, Caspary et Nægeli, la notion de l'anneau d'accroissement s'efface. Le mot s'applique plus spécialement, désormais, à la zône génératrice interlibéro-ligneuse des tiges dicotylées. Le recloisonnement circulaire extra-fasciculaire qui produit les nouveaux faisceaux des *Cyclospermées* devient un cambium surnuméraire. Pour Nægeli (50) comme pour de Bary (5), ce cambium s'établit dans des tissus dérivés du cambium normal, qui a donné naissance aux

cordons libéro-ligneux de la couronne profonde. Au contraire, pour Van Tieghem (64), Morot (48) et Hérail (28), ce cambium surnuméraire s'établit dans un *péricycle,* de même origine que la moelle, tissu bien distinct, par son origine, des cordons libéro-ligneux déjà existants et de leur cambium formateur. Le *péricycle* constitue, pour les auteurs qui viennent d'être nommés, une *région* de la tige réellement autonome. Diverses formations considérées par les anciens auteurs comme dérivées de *l'anneau d'accroissement* sont, dans ce système, attribuées au péricycle : par exemple les zônes juxtalibériennes prosenchymateuses des *Berbéridées*, *Cucurbitacées,* etc.

Le cambium surnuméraire des *Cyclospermées* est de même considéré par M. de Wèvre (68) et St. Gheorghieff (16) comme prenant naissance dans le *péricycle*. Au contraire, M. L.-J. Léger (34) a démontré récemment la non-existence du péricycle chez la plupart des *Cyclospermées*. Les *Caryophyllées* ont bien un péricycle, mais, dans les quelques espèces à tiges anomales jusqu'à présent connues, ce péricycle ne prend aucune part à la formation des arcs cambiaux surnuméraires. Pour M. Léger, la zône périphérique qui donne naissance aux nouveaux faisceaux est un *procambium* continu.

§ III. — Fonctionnement de ce « cambium »

Diverses opinions ont été également émises sur la façon dont se forment, aux dépens du « cambium surnuméraire », les couronnes libéro-ligneuses successives, quelle que soit la valeur anatomique attribuée à ce cambium.

De Bary (5) distingue trois cas différents. Dans le premier, une série de zônes cambiales successives, de plus en plus externes, apparaissent dans la tige, et chacune donne naissance à l'une des couronnes libéro-ligneuses. Dans le second cas, un cambium unique, en voie d'émigration constante vers l'extérieur, donne naissance, successivement, à toutes les couronnes surnuméraires. C'est, suivant de Bary, ce qu'on observe dans la tige des *Nyctaginées*. Un troisième cas, mixte, combine les deux premiers. Pour de Bary, les zônes cambiales en question produisent, par une de leurs faces seulement, la face interne, *toutes les parties des jeunes faisceaux,* le bois d'abord, le cambium interlibéro-ligneux, enfin le liber. MM. Morot (48) et

Hérail (28) ont au contraire reconnu que les jeunes faisceaux apparaissent toujours sur le cambium même. Leur liber dérive de la face externe du cambium, leur bois de sa face interne.

M. Morot (48) distingue *un premier cas* dans lequel des zônes cambiales complètes, et entièrement distinctes, apparaissent successivement de l'intérieur vers l'extérieur ; *un second cas* dans lequel des arcs cambiaux moins étendus en largeur prennent naissance en différents points de la circonférence de la tige, extérieurement aux faisceaux déjà formés, mais recoupant latéralement les zônes cambiales préexistantes. Les *Nyctaginées* réalisent, d'après M. Morot, ce dernier type. M. Van Tieghem, dans la deuxième édition de son *Traité*, décrit de la façon suivante la formation de ces faisceaux. Le *péricycle*, dit-il, est composé et plus ou moins épais. « A une certaine époque, « l'assise la plus interne du péricycle cloisonne tangentiellement ses « cellules, et produit un anneau de méristème double. Le feuillet « interne, centrifuge, donne d'abord tout autour quelques assises de « parenchyme, puis, en certains endroits du bois et, dans l'intervalle, « des rayons de parenchyme ; le feuillet externe centripète donne « aussi d'abord tout autour quelques assises de parenchyme puis, en « certains points, du liber en face du bois, et, dans les intervalles, des « rayons de parenchyme. Il se constitue de la sorte, au bord interne « du péricycle, un cercle de faisceaux libéro-ligneux tout entiers « secondaires, séparés par des rayons secondaires. Cette assise géné- « ratrice surnuméraire fonctionne peu de temps ; avant qu'elle ait « cessé, il s'en établit une autre dans l'avant dernière assise du péri- « cycle et ainsi de suite. »

Hérail (28) a constaté que chez les *Nyctaginées* et chez diverses *Chénopodées* une seule zône cambiale suffit à produire tous les cordons libéro-ligneux extérieurs à ceux de la couronne profonde. Lorsqu'un faisceau s'est formé en un point, la zône cambiale se réfléchit latéralement pour passer derrière lui, et se reconstitue ainsi un peu plus loin du centre de la tige. Mais l'auteur attribue, je crois, trop d'importance à l'unilatéralité ordinaire de cette réflexion (1).

(1) Dans un important travail, dont je n'ai eu malheureusement connaissance qu'au moment de faire imprimer le mien, M. Fron (14 *bis*) a repris l'étude anatomique de la racine et de la tige des *Chénopodées*. Conformément à l'usage, l'auteur étudie la course des faisceaux de bas en haut,

§ IV. — Relations de ce « cambium surnuméraire » et du « cambium normal ». — Comparaisons faites avec d'autres tiges de type analogue.

La *Théorie du faisceau*, de C.-Eg. Bertrand (6), renferme divers passages évidemment relatifs au sujet qui nous occupe. Au chapitre III (les faisceaux secondaires), M. Bertrand (6) s'exprime ainsi : « Dans le tissu fondamental de quelques plantes phanérogames, on « voit se former des zônes cambiales en dehors des faisceaux. Les « produits de ces zônes cambiales ne se distinguent du bois et du liber « secondaires des faisceaux que par leur position. Je donne le nom de « faisceaux secondaires à ces assemblages de bois et de liber secon- « daires avec zône cambiale intercalée qui apparaissent dans le tissu « fondamental. » Et plus loin, page 43 : « D'une manière générale, « les faisceaux secondaires sont produits par des expansions latérales « de la zône cambiale des faisceaux existants antérieurement, ces « expansions étant plus ou moins déplacées de leur position primitive « par des phénomènes d'accroissement intercalaire. »

Cette dernière citation renferme en quelques lignes une grande partie de ce que j'aurai à dire moi-même par la suite. Elle indique en même temps comment *l'anomalie des Cyclospermées* se rattache aux dispositions anatomiques diverses qui résultent, dans certaines tiges, d'un fonctionnement inégal ou irrégulier de l'assise génératrice libéro-ligneuse, ou de son fractionnement. M. Van Tieghem compare d'ailleurs la structure anomale des *Strychnos* et des *Acanthacées* à celle que présentent les tiges qui nous occupent ; il n'y a là, semble-t-il, au moins à certains égards, que les degrés divers, plus ou moins complètement réalisés d'un type structural commun. On pourrait utilement en rapprocher aussi l'organisation d'un grand nombre de lianes diverses, en prenant pour bases, par exemple, les descrip-

considère les formations dites anormales comme fondamentalement distinctes des formations vasculaires normales, et explique leur apparition par l'activité génératrice d'un péricycle. Malgré la différence des méthodes, on comparera utilement les *parcours de faisceaux* figurés par M. Fron aux tracés schématiques de ma planche VI. Je signalerai enfin l'intérêt tout particulier qu'offre, dans ce travail, l'étude de l'axe hypocotylé et celle de l'influence qu'exerce la situation de la radicule dans la graine sur la structure définitive, symétrique ou asymétrique, de la racine. (*Note ajoutée pendant l'impression*).

tions de Schenck (56). Un rapprochement s'impose, d'autre part, entre la formation des faisceaux périphériques chez les *Nyctaginées* et l'apparition tardive de faisceaux externes dans la tige de diverses *Monocotylédones* aux dépens d'un méristème générateur. Depuis les premières études de Nægeli (50), relatives principalement au *Calodracon,* la valeur anatomique de ces zônes méristématiques a été étudiée par un grand nombre d'auteurs, dans la tige ou la racine, en particulier par Falkenberg (13), Mangin (42), Gravis (18) et Guillaud (20), sans qu'il me soit possible d'émettre actuellement aucune opinion ferme sur leur homologie possible avec le « cambium surnuméraire » des *Nyctaginées*. En ce qui concerne les tiges monocotylées du type des *Tradescantia,* de Bary (5) avait déjà signalé leur analogie d'ensemble avec celle des *Nyctaginées*, particulièrement au point de vue du parcours des faisceaux. Le récent travail de M. Gravis (18) permet de reprendre plus utilement cette comparaison. En réalité, une tige de *Mirabilis* diffère peu, en somme, d'une tige monocotylée. La principale différence apparente vient de la présence dans la première tige d'un cambium interlibéro-ligneux bien caractérisé. Mais ce cambium, dès le jeune âge, est inerte, et les faisceaux, malgré sa présence, sont réellement des faisceaux fermés. D'autre part, M^me^ Sigrid Anderson (4) a récemment constaté la présence d'un *cambium interlibéro-ligneux* dans les faisceaux jeunes de presque toutes les *Monocotylédones*. M. Gravis (18) a vérifié le fait chez les *Tradescantia* et d'autres observations du même genre ont été publiées à diverses époques. En outre, on verra que le cambium interlibéro-ligneux des *Nyctaginées*, reconnaissable dans la feuille comme dans la tige, est en réalité un recloisonnement procambial tardif.

§ V. — Données d'histologie systématique

Nos connaissances actuelles sur l'histologie systématique des *Nyctaginées*, dues principalement à Finger (14), Grönland (19), Houlbert (29), Petersen (51), Heimerl (24-27) et Solereder (59-60), ont été résumées par ces deux derniers auteurs et j'y renvoie, ne pouvant pas insister ici sur les faits purement histologiques.

§ VI.— Données d'anatomie systématique. — Aspect des sections transversales. — Valeur systématique et étude raisonnée de ce caractère.

Ces mêmes travaux, et les traités généraux, nous ont fait connaître, pour un certain nombre d'espèces, l'aspect le plus fréquent, et, en quelque sorte, l'aspect normal qu'offre la section transversale des tiges, au point de vue, en particulier, du nombre et de la répartition des faisceaux. C'est là une donnée d'un incontestable intérêt, mais dont la signification et la valeur même restent problématiques en anatomie comparée. Des particularités purement spécifiques, ou même purement individuelles, suffisent, en effet, à modifier profondément les détails anatomiques de cet ordre.

M. Gravis (17) a montré combien est variable, suivant les circonstances, le nombre des faisceaux qui se constituent sous le sommet végétatif des tiges relativement simples de l'Ortie, et combien peut être différent, suivant les individus et les niveaux, le nombre des faisceaux qui parcourent la tige plus compliquée du *Tradescantia virginica*. M. Lignier (38) a montré, d'autre part, que l'appareil libéro-ligneux caulinaire n'offre, en section transversale, aucun plan structural *spécifique* et *constant* chez les plantes où varie, suivant les niveaux ou suivant les individus, la répartition des feuilles sur la tige. Ce qui demeure constant, dans les tiges de ce genre, c'est la composition des diverses traces foliaires, en tant du moins que les feuilles d'où elles descendent sont des *feuilles maxima normales*, c'est-à-dire des feuilles normales complètement développées. Suivant que le *cycle foliaire* est plus ou moins serré, ces traces foliaires, toujours semblables à elles-mêmes, donnent naissance, par leur association, à un système libéro-ligneux caulinaire dont le plan général varie d'un cas à l'autre. Les *accidents de parcours des faisceaux* foliaires, contacts ou anastomoses, sont également des particularités toutes de circonstance, et qui varient d'un cas à l'autre. Les faisceaux, au cours de leur descente dans les tissus de la tige, *dévient* de leur trajet vertical naturel lorsqu'un faisceau plus ancien fait obstacle à leur passage — ou, au contraire, *fusionnent* avec leurs voisins au gré des hasards de la contiguité. C'est donc l'étude des

systèmes foliaires, des « Mériphytes », qui permettra d'expliquer la structure de la tige et de mettre en lumière ce qu'il peut y avoir de constant, de spécifique ou de familial dans son organisation, en tant qu'il s'agit du moins des tissus conducteurs.

Dans un même ordre d'idées, La Hire, Gœthe, Aubert du Petit Thouars et surtout Ch. Gaudichaud (15) s'étaient attachés à démontrer que l'appareil libéro-ligneux caulinaire est un système complexe, formé par la coalescence d'unités anatomiques indépendantes dont chacune est représentée dans sa partie libre par une feuille. M. Dangeard (11) a récemment appliqué cette *théorie du phyton* à l'analyse de diverses tiges anomales. La théorie foliaire de la tige a d'ailleurs été vérifiée récemment par les expériences physiologiques de M. Jost (30).

§ VII. — Parcours des faisceaux dans la tige — Etude raisonnée de ce parcours

Sans faire intervenir des idées théoriques aussi précises, Hanstein (21-23) et Nægeli (50), conformément à la méthode de Gaudichaud, décrivirent la *descente* des traces foliaires dans la tige, tandis que, au contraire, Unger (65) et Lestiboudois (35) suivaient, de bas en haut, « l'épanouissement supérieur des faisceaux de la tige dans les feuilles ».

Nous devons à Nægeli (50), puis à de Bary (5), la description de la trace foliaire chez diverses *Nyctaginées : Bougainvillea spectabilis, Pisonia hirtella, Mirabilis Jalapa*. Chez le seul *Bougainvillea spectabilis*, Nægeli décrit plusieurs types de parcours des faisceaux foliaires, et ce seul fait montre bien l'insuffisance de sa méthode, qui se bornait volontiers à la constatation pure et simple des faits. Or, les faits, en eux-mêmes, sont toujours sujets à des variations individuelles. En anatomie comparée, ils ne peuvent guère être utilisés tels quels. Il faut, ou bien arriver à la notion d'un *type de structure*, qui permette de substituer une sorte de schéma constant à la variété des détails anatomiques, — ou bien établir quel est le processus formatif constant qui, plus ou moins modifié dans ses détails, donne lieu dans chaque cas particulier à la structure observée.

Dans le système proposé par M. Lignier (39-40), le plan structural du *mériphyte* est représenté par *l'arc foliaire*. C'est *une ligne* qui

réunit tous les faisceaux d'une même trace foliaire dans un ordre de succession qui reste constant à tous les niveaux. En outre, tous les faisceaux ont leur bois et leur liber du même côté de l'arc foliaire. Les faisceaux dits corticaux, comme les faisceaux dits médullaires, doivent donc trouver leur place, comme les autres, sur l'arc foliaire. L'ordre de succession des faisceaux sur l'arc étant constant, quels que soient les profils divers qu'il peut prendre aux divers niveaux, cet arc figure par cela même, *en projection horizontale,* les déplacements latéraux que peuvent subir les faisceaux foliaires au cours de leur descente, en même temps que le trajet des anastomoses interfasciculaires qu'ils peuvent échanger. M. Lignier (36-37) a lui-même montré que des anastomoses homologues, et, en général, des accidents de parcours comparables, peuvent exister dans des espèces voisines à des niveaux très différents du parcours des faisceaux foliaires, entre la pointe même de la feuille et la région de la tige où la trace foliaire finit par se fondre dans le système conducteur commun. L'arc foliaire peut être alors considéré comme les représentant schématiquement, quel que soit leur niveau propre dans chaque cas particulier. D'ailleurs, sans utiliser cette notion de *l'arc foliaire*, divers auteurs ont récemment figuré par leurs projections sur les sections transversales les anastomoses interfasciculaires qui existent dans la tige et dans la feuille. (Gravis) (18). Outre la forme de l'arc foliaire, M. Lignier considère comme caractéristique du *mériphyte* l'ordre d'apparition des faisceaux sur cet arc. Certains apparaissent régulièrement du plan médian vers les bords de l'arc, ce sont des faisceaux *principaux ;* d'autres s'intercalent aux premiers, ce sont des faisceaux *surnuméraires*. Ainsi développée, la théorie du mériphyte permet d'expliquer et de caractériser la structure des diverses tiges. La notion de l'arc foliaire, ainsi que celle des faisceaux principaux et surnuméraires, est valable d'ailleurs pour la feuille comme pour la tige.

§ VIII. — Méthode appliquée ici — Origine supérieure des faisceaux périphériques

Dans le présent travail, je n'ai fait de la théorie du mériphyte qu'une application restreinte. Le mode d'accroissement des faisceaux, tel qu'il apparaît dans les nervures des feuilles, suffit en effet

à expliquer à la fois l'organisation de la trace foliaire et celle de l'appareil libéro-ligneux caulinaire tout entier. La constitution même de chaque mériphyte n'est plus, dès lors, qu'une notion intermédiaire, à laquelle il ne convient pas de faire jouer un rôle trop important dans l'explication de l'appareil libéro-ligneux caulinaire. Une étude de Kruch (33) sur l'anatomie du *Phytolacca dioica* nous a fait connaître des dispositions très analogues à celles que j'ai rencontrées chez les *Nyctaginées*. En particulier, l'auteur explique la formation des systèmes centriques profonds par une méthode très analogue à celle que je mettrai en pratique. Bien que diverses traces foliaires de *Nyctaginées* aient été étudiées dès l'origine par Nægeli, la valeur réelle et l'origine foliaire des faisceaux périphériques de la tige sont cependant restées méconnues. On n'a pas suffisamment vu que les arcs cambiaux surnuméraires sont une simple émanation du cambium normal, et que les faisceaux périphériques continuent dans la partie inférieure de la tige les courants libéro-ligneux qui constituent aux niveaux supérieurs les faisceaux profonds. Les quelques descriptions données par de Bary sont, à cet égard, insuffisantes. Tout récemment encore, M. Gravis (18), dans son travail sur les *Tradescantia*, émettait l'opinion que ces faisceaux périphériques étaient peut-être des formations d'une nature toute particulière, et réellement *propres à la tige,* sans relation avec les feuilles. Ici encore, ce qui a empêché de bien comprendre les faits, c'est qu'on a voulu voir dans chaque cordon libéro-ligneux *un organe anatomiquement défini*. Au contraire, l'agrégation des tissus libéro-ligneux en cordons plus ou moins gros et plus ou moins nombreux est *un simple fait physiologique*, sujet à varier suivant les niveaux et les circonstances. Telle était l'opinion de Vesque (66), et telle a été souvent l'idée directrice qui m'a guidé dans mes recherches et dans mon exposition même.

CHAPITRE II

TECHNIQUE

Sommaire. — I. Confection des coupes. — II. Coloration.

§ I. — Confection des coupes.

L'étude du parcours des cordons libéro-ligneux dans les tiges adultes a été faite par la méthode des coupes sériées. Cette étude est particulièrement laborieuse chez les *Pisonia* et *Bougainvillea* où la dissémination des *accidents de parcours* sur toute l'étendue des entre-nœuds oblige à multiplier beaucoup les sections et à étudier un très grand nombre de coupes. Au contraire, chez *Mirabilis*, on peut se contenter d'observer quelques sections internodales, mais l'étude des nœuds demande un attention toute particulière. J'ai, dans tous les cas, étudié plusieurs échantillons des espèces décrites.

L'étude du procambium et celle du développement des faisceaux, dans la tige et la feuille, ont été faites sur des sommets végétatifs inclus dans la paraffine, et mis en coupes à l'aide d'un microtome de Thoma-Jung. J'ai employé le xylol pour la pénétration des objets et l'essence de térébenthine pour l'enlèvement de la paraffine.

Les coupes ont été collées sur lames tantôt par la méthode de Gravis (gélose), tantôt par la méthode de Gaule (collage à l'eau distillée). Je donne la préférence à cette dernière méthode.

Les coupes collées ont été éclaircies *complétement* à l'eau de Javelle. L'opération peut d'ordinaire être conduite à bien sans aucun décolle-

ment des coupes. En cas de symptôme alarmant, il suffit, en général, d'interrompre l'éclaircissement, et, après lavage, de raffermir la gélose *dans l'alcool,* ou de laisser sécher complètement les lames collées à la méthode de Gaule, ce qui assure définitivement l'adhérence. Puis on continue l'éclaircissement jusqu'à résultat complet.

§ II. — Coloration.

J'ai constamment employé, pour le montage des coupes, la *gelée de glycérine* et j'ai dû choisir en conséquence les colorants à employer.

Trois méthodes ont été particulièrement mises en pratique pour cette coloration : hématoxyline de Ehrlich ; 2° rouge Congo et violet de gentiane citrique ; 3° bleu de méthylène après mordançage au tannin.

1° De la première méthode je n'ai rien de particulier à dire. La gélose collante ne s'y colore que légèrement ;

2° *Le rouge Congo* employé seul, comme l'a fait M. L.-J. Léger (34), pour l'étude des éléments libériens, résiste mal au montage dans la gelée de glycérine. Mais on peut, au contraire, le fixer très solidement sur les tissus si on combine son emploi avec celui du *violet de gentiane en solution citrique*, ce qui donne en même temps une double coloration.

J'emploie deux bains, l'un et l'autre *très fortement colorés.*

1° Une solution de *violet de gentiane* dans de l'eau distillée fortement acidulée avec de l'acide citrique ;

2° Une solution de *rouge Congo* dans de l'eau distillée. La solution faite, je l'alcalinise très légèrement avec une solution de potasse, juste assez pour que le bain devienne franchement rouge.

La lame à colorer séjourne : 1° *deux minutes* dans le bain de gentiane ; 2° après passage *rapide* dans de l'eau ordinaire (pour éviter le mélange des deux bains) *deux minutes* dans le bain de Congo ; 3° *deux minutes* dans le même bain de gentiane, après passage rapide, ici encore, dans de l'eau ordinaire, pour éviter de transporter des gouttes de bain rouge dans le bain bleu.

En général, on n'a plus alors qu'à laver dans l'eau ordinaire, pour ensuite monter. Mais on peut également, si la coloration ne paraît

pas suffisante, faire un nouveau passage au bain rouge puis au bain bleu.

La coloration ainsi obtenue est très stable et très puissante. Les tubes libériens sont si fortement colorés, même dans les parties très jeunes, qu'ils deviennent presque opaques, alors même que les coupes sont très minces. Les trachées et les cuticules tranchent assez nettement *en violet* sur les parenchymes, qui sont d'un rouge lie de vin différent de la couleur normale du Congo.

La gélose collante ne se colore pas d'une façon notable. Les grains d'amidon qui peuvent avoir résisté quelquefois à l'eau de Javelle restent également incolores. Il est bon de faire le dernier lavage sous un filet d'eau courante pour enlever un précipité pulvérulent qui apparait assez souvent.

3° Le *bleu de méthylène,* employé seul, est un colorant de la matière pectique (Mangin). Mais la tinction ainsi obtenue s'efface en général sous l'action de la glycérine. En *bain acide,* le bleu de méthylène, comme le violet de gentiane, est un colorant assez électif des tissus incrustés, bois, cutine et suber.

Mais, si on emploie pour dissoudre le bleu de méthylène une solution de tannin dans de l'eau distillée, le bain ainsi obtenu colore très énergiquement tous les tissus, principalement les parenchymes, et la tinction ainsi obtenue est stable dans la glycérine. Elle résiste même momentanément à l'alcool absolu. Il arrive d'ailleurs souvent que des tissus végétaux conservés dans l'alcool fixent naturellement le bleu de méthylène. Le mordançage s'est alors produit spontanément dans l'alcool, aux dépens du tannin renfermé dans les cellules. Mais le tannin peut n'être pas seul en cause dans ces conditions.

D'ordinaire, j'opère en deux temps :

1° La lame séjourne quelques minutes dans une solution de tannin dans l'eau distillée.

2° La lame, simplement égouttée, est portée dans une solution de bleu de méthylène dans de l'eau distillée. (On peut ajouter à ce bain un peu de tannin, mais alors il faut faire dissoudre *d'abord* ce tannin, puis, après dissolution *bien complète*, ajouter le bleu). Un lavage à l'eau ordinaire termine l'opération.

Cette méthode ne s'applique pas aux coupes collées par la méthode de Gravis, parce que la gélose prend le bleu. J'ai eu, d'autre part,

avec des coupes faites dans la paraffine, quelques échecs dont je n'ai pu deviner la cause.

La coloration ainsi obtenue est très intense, même lorsque les tissus sont très jeunes. La méthode réussit très bien également avec les coupes non collées de tissus plus âgés. Dans les éléments libériens, les cribles se colorent avec une intensité très remarquable.

CHAPITRE III

Procambium et cambium — Faisceaux primaires et faisceaux secondaires chez les Nyctaginées.

Sommaire. — I. La zône de recloisonnement périphérique émane du procambium primitif. — II. Caractères différentiels du procambium et du cambium secondaire dans les tiges ordinaires. — III. Le procambium chez les Nyctaginées. Valeur du recloisonnement interlibéro-ligneux. — IV. Tissus non vasculaires qui dérivent du procambium. Origine du pseudo-péricycle. — V. Aspect des tissus libéro-ligneux. — VI. Procambium à évolution lente. — VII. Développement des *zônes procambiales* sur les sections transversales et des *nappes procambiales descendantes* d'étage en étage, dans la tige et la feuille. — VIII. Formation et valeur anatomique des cordons libéro-ligneux.

---

§ I. — La zône de recloisonnement périphérique émane du procambium primitif.

Comme on l'a vu dans l'Historique de la question, la zône de recloisonnement périphérique, qui donne naissance aux faisceaux dits surnuméraires, est actuellement considérée par la plupart des auteurs comme une *zône génératrice secondaire,* produisant des faisceaux libéro-ligneux *eux-mêmes secondaires.*

Je me suis assuré au contraire que, conformément à l'opinion des auteurs anciens (Sanio, etc.), cette zône de recloisonnement est, en réalité, le *procambium* même qui a donné naissance primitivement aux faisceaux les plus profonds. Son émigration apparente vers la périphérie est due à l'épaisseur des tissus non vasculaires qu'elle

produit vers l'intérieur, entre les faisceaux, et à ce que ceux-ci sont peu à peu dépassés et enveloppés par elle au cours de son déplacement. C'est par un mécanisme analogue que s'établit la structure anomale de certains *Strychnos* Cette émigration du procambium a, d'ailleurs, déjà été décrite par M. J.-L. Léger chez d'autres *Cyclospermées.*

Dans cette manière de voir, les faisceaux périphériques, qui naissent sur ce procambium, ne sont pas non plus des *faisceaux secondaires,* mais bien des faisceaux primaires tardifs. Une étude, même sommaire, du parcours des faisceaux dans la tige suffit d'ailleurs à faire voir combien serait artificielle, en effet, toute distinction rigoureuse que l'on voudrait faire, quant à leur valeur anatomique, entre les faisceaux profonds et les faisceaux externes.

§ II. — Caractères différentiels du procambium et du cambium secondaire dans les tiges ordinaires.

Il n'en est pas moins vrai que l'aspect du prétendu « cambium surnuméraire » n'est pas celui d'un procambium ordinaire, et je crois utile d'entrer à cet égard dans quelques explications.

On désigne généralement sous le nom de *procambium* le premier stade que l'on observe dans la différenciation graduelle des tissus vasculaires de la tige ou de la feuille. On l'oppose au *cambium,* tissu générateur des éléments libéro-ligneux *secondaires.* Rappelons tout d'abord quels sont, dans leurs traits essentiels, les caractères typiques de l'un et de l'autre.

Ce qui définit essentiellement le *procambium,* c'est qu'aux dépens de ce tissu se constituent les éléments libériens et ligneux primaires. Mais divers caractères histologiques permettent, le plus souvent, de le reconnaître par l'aspect, et de le distinguer du *cambium.*

A l'époque où se différencient les premiers éléments libériens et ligneux primaires, le procambium qui leur donne naissance se présente en effet, d'ordinaire, comme un tissu *massif* formé d'éléments à section polygonale. Le *cambium,* au contraire, forme au milieu des tissus préexistants des arcs ou des zônes étroites dont les éléments *quadrangulaires et régulièrement sériés* offrent l'image

même du recloisonnement qui leur a donné naissance, recloisonnement parallèle et indéfiniment répété au même point.

Les tissus vasculaires définitifs, du moins les éléments ligneux, offrent eux-mêmes une disposition différente selon qu'ils dérivent d'un *procambium* ou d'un *cambium*. Régulièrement sériés dans le second cas, ils offrent généralement, dans le premier, une disposition plus confuse. Abstraction faite des détails relatifs à l'ornementation de la paroi, on peut dire que le *fascicule primordial* signalé par HANSTEIN (21) au bord interne des faisceaux doués d'accroissement secondaire dérive d'un cordon de *procambium*, ébauche initiale du faisceau, tandis que les *couches secondaires* à structure sériée dérivent du cambium subséquent. A partir du point où s'arrête, vers le bas, le *fascicule primordial*, tous les éléments ligneux du faisceau dérivent d'un tissu embryonnaire d'aspect *cambial*.

De plus, l'évolution des ébauches fasciculaires *d'aspect procambial* diffère de celle qu'offrent leurs congénères *d'aspect cambial*. Les éléments polygonaux qui constituent le procambium typique sont, en général, individualisés depuis un certain temps lorsque quelques-uns d'entre eux, suivant des règles connues, commencent à subir la différenciation libérienne ou ligneuse. Il n'en est pas de même lorsqu'il s'agit d'un cambium et, en particulier, ce sont généralement des éléments très jeunes, tout récemment sortis du recloisonnement générateur, qui se transforment en vaisseaux ligneux.

Ces caractères histologiques sont, je le répète, étrangers à la définition stricte du procambium et du cambium. Ils servent cependant fréquemment à distinguer l'un de l'autre. Dans un certain nombre de cas, c'est en raison de leur aspect seul que l'on considère comme *cambiales* les zônes de recloisonnement qui unissent les uns aux autres, au niveau de leur *cambium* interlibéro-ligneux, les faisceaux libéro-ligneux primaires, lorsqu'ils ne sont pas primitivement tous cohérents. Et c'est pour la même raison que l'on considère comme *entièrement secondaires* les faisceaux qui peuvent apparaître tardivement sur ces arcs cambiaux, entre les faisceaux préexistants. On sait cependant que les faisceaux primaires, eux-mêmes, ne sont pas nécessairement tous de même âge, et c'est l'aspect histologique, principalement, qui s'oppose à ce que l'on considère comme *faisceaux primaires tardifs* ceux qui prennent ainsi naissance sur des zônes d'aspect cam-

bial. D'autre part, on observe quelquefois, dans les cordons procambiaux, des recloisonnements tardifs qui peuvent se perpétuer jusqu'après l'apparition du recloisonnement cambial le mieux caractérisé, et M. Léger, dans un important travail sur l'origine des éléments libériens, a insisté à plusieurs reprises sur les difficultés qu'on éprouve souvent à distinguer avec certitude ces deux ordres de recloisonnements.

Arrivons maintenant à l'étude spéciale du cas qui va nous occuper particulièrement.

§ III. — Le procambium chez les Nyctaginées. — Valeur du recloisonnement interlibéro-ligneux.

Chez les *Nyctaginées* et, dans une large mesure, chez les *Cyclospermées* en général, la confusion devient tellement complète entre le recloisonnement *procambial* et le recloisonnement *cambial* que rien n'autorise plus à distinguer entre l'un et l'autre. L'emploi de ces deux expressions conduirait réellement à séparer, dans la description, des faits qui sont intimement liés dans la nature. Tout va d'ailleurs concourir à démontrer que nous n'avons pas à opposer ici la différenciation *primaire* des faisceaux à leur différenciation *secondaire*, et que nous n'avons pas non plus à distinguer entre les faisceaux *primaires* et les faisceaux *secondaires*. Tous sont de même ordre bien que d'apparition inégalement précoce.

Chez nos plantes, on observe comme d'ordinaire, avant la différenciation des premiers éléments libériens ou ligneux, tant dans la feuille que dans la tige, la formation d'un tissu provisoire qui leur donne naissance et qui est ici encore, par définition même, un *procambium*. Mais ce procambium offre des caractères assez particuliers (V. fig. 7, 8, 10, 22, 31, 33, 34, 36).

1° Son aspect histologique est exactement celui d'un *cambium*. Il se produit par voie de recloisonnement parallèle aux dépens d'une seule rangée de cellules du tissu originel, c'est-à-dire qu'une seule rangée de cellules fournit par recloisonnement toute l'épaisseur de ce procambium, de son bord ligneux à son bord libérien. Les recloisonnements sont dirigés comme le plan interlibéro-ligneux du futur faisceau et d'emblée localisés dans ce plan.

En outre, le recloisonnement qui a donné naissance à ce procambium d'aspect sérié se maintient en son siège initial après la différenciation des éléments libériens et ligneux primaires. Il constitue, dès lors, la zône génératrice interlibéro-ligneuse du faisceau, *le cambium générateur des éléments secondaires*. Cette zône génératrice est également évidente dans la feuille et dans la tige. Elle n'est manifestement rien autre chose que le recloisonnement procambial primitif, établi en ce même endroit dès l'origine, et dont l'activité n'a *en général* subi, depuis cette époque, aucune interruption. Les éléments libériens ou ligneux qu'elle produit ne sont donc pas des éléments *secondaires* mais des éléments *primaires tardifs*, de même que le recloisonnement qui leur donne naissance n'est pas un *cambium* différent du recloisonnement initial, mais simplement un *recloisonnement procambial tardif*.

§ IV. — Tissus non vasculaires qui dérivent du procambium. — Origine du pseudo-péricycle.

Tous les éléments de ce procambium ne deviennent pas nécessairement des éléments conducteurs libériens ou ligneux. En particulier, les premiers éléments produits dans la moitié ligneuse du faisceau, se transforment généralement, tant dans la tige que dans la feuille, en un parenchyme ou en un prosenchyme *d'origine fasciculaire*, qui peut acquérir une certaine épaisseur avant qu'apparaissent, au point considéré du procambium, les premiers éléments conducteurs. Si la formation de ce tissu acquiert une certaine importance et si, à l'époque où il se forme, le *procambium* d'aspect cambial dont il s'agit ne produit d'éléments nouveaux que d'un seul côté, il en résulte naturellement un déplacement apparent du procambium sur la section de la tige et c'est ainsi que s'explique, en effet, l'émigration apparente du procambium vers l'extérieur. (V. fig. 33, 35, 36).

Les mêmes faits se reproduisent souvent dans la moitié libérienne du procambium. Les éléments les plus superficiels, qui sont aussi les premiers formés par le recloisonnement générateur, peuvent ne pas se différencier en éléments conducteurs. On les voit alors, suivant les circonstances, s'incruster pour devenir des fibres libériennes au sens

propre du mot, ou constituer la première origine d'un tissu dont on a voulu faire, sous le nom de *péricycle*, une formation à part, une région anatomique de la tige. (V. fig. 10, 15, 31, 32, 43). A ces premiers éléments s'adjoignent par la suite, pour compléter ce prétendu *péricycle*, les tubes libériens voisins, lorsque, après une période d'activité spécifique, ils élargissent leur lumière et perdent leurs caractères primitifs. (V. fig. 16, 28, 40, 41) (*).

D'ailleurs, l'existence du véritable péricycle, *région anatomique de la tige,* n'est pas aussi générale dans les familles végétales que l'avaient fait supposer les premières descriptions, et il est en effet difficile d'éviter les erreurs si on n'a pas soin d'étudier près du sommet végétatif la différenciation initiale des tissus d'apparence péricyclique. La question est en effet de savoir s'ils représentent bien une région *de même origine que la moelle*, et située en dehors des faisceaux, ou s'ils dérivent à un titre quelconque du tissu procambial. Or, les recherches de divers auteurs, en particulier de MM. d'Arbaumont (2) et Kruch (32), ont établi la non existence du péricycle dans plusieurs cas particuliers. D'autre part, dans une étude d'ensemble qui a porté sur 32 familles, M. J.-L. Léger (34) n'a rencontré le *péricycle* que dans un très petit nombre de cas. Il existe il est vrai, dans une famille qui nous intéresse, celle des *Caryophyllées*.

§ V. — Aspect des tissus libéro-ligneux.

Tel est, chez nos plantes, l'aspect histologigue du procambium. A son caractère nettement *cambial* dès l'origine répond la disposition manifestement *sériée* des tissus définitifs qui en dérivent, et particulièrement des vaisseaux ligneux. On n'observe pas, à la pointe des faisceaux jeunes, le *fascicule primordial* qui s'oppose parfois si nettement, dans les tiges ordinaires, aux couches secondaires plus récentes. Lorsque cette apparence existe à l'âge adulte, elle est due à un dérangement tardif des éléments vasculaires.

(*) Cf. Kruch, Tige du *Phytolacca dioica*.

§ VI. — Procambium à évolution lente.

Parfois, cependant, le procambium prend jusqu'à un certain point l'aspect polygonal d'un procambium vulgaire, sans que d'ailleurs cet accident influe beaucoup sur l'arrangement des tissus définitifs, car le faisceau est alors fort peu épais. Dans quelques circonstances, en effet, le recloisonnement générateur du *procambium* ne se poursuit pas sans interruption depuis l'époque à laquelle il débute jusqu'au moment où il devient le cambium interlibéro-ligneux. Transitoirement, son activité se ralentit ou même s'arrête, sans que cependant survienne la transformation, d'ordinaire précoce, des éléments procambiaux en tissus définitifs. On voit alors la disposition sériée de l'ensemble se déranger, en même temps que chaque élément, de quadrangulaire qu'il était, tend à devenir polygonal. Fait intéressant qui semble indiquer que, chez nos plantes, le procambium doit son aspect particulier à la rapidité même de son évolution, qui ne lui laisse pas en général le temps d'acquérir ses caractères normaux.

§ VII. — Développement des *zônes procambiales* sur les sections transversales et des *nappes procambiales descendantes* d'étage en étage, dans la tige et la feuille.

Chez les *Nyctaginées* et, semble-t-il, chez beaucoup d'autres *Cyclospermées*, sinon chez toutes, le procambium ne forme, pas dans la tige et dans la feuille, des cordons à limites précises, bien distincts les uns des autres et séparés par du tissu fondamental. Le procambium apparaît au contraire sur les sections transversales sous l'aspect de zônes relativement larges, susceptibles de s'élargir encore par recloisement intercalaire, de s'étendre par accroissement marginal, et de fusionner les unes avec les autres pour former des nappes procambiales plus larges encore. Ainsi se constitue, dans la nervure médiane et le pétiole de la feuille, à chaque niveau, un arc procambial convexe vers le dos de la feuille, et qui peut se fermer ou rester ouvert du côté ventral. Dans la tige, au contraire, apparaît à chaque niveau une couronne procambiale complète qui, d'ailleurs, n'offre pas nécessairement un profil exactement circulaire.

Mais le système procambial de la tige, comme le système procambial médian de la feuille, comprend en réalité, dans l'ensemble de l'organe, une série d'étages physiologiquement distincts.

Dans la tige, les arcs procambiaux dont l'association forme ensuite une couronne continue apparaissent tout d'abord au-dessous des feuilles et au-dessous des bourgeons. C'est là leur point d'origine. On peut dire que de la base des feuilles découlent dans la tige, comme le feraient autant de courants liquides, des nappes procambiales distinctes qui, avec l'âge, se prolongent de plus en plus loin vers le bas et qui sont comme les racines physiologiques des feuilles.

Dans la nervure médiane des feuilles, l'insertion de chaque nervure latérale constitue de même un centre d'accroissement particulier dans le système commun. Chaque nervure latérale a aussi dans ce système ses racines physiologiques particulières douées d'accroissement propre.

Le système procambial de la tige et de la feuille se constitue donc par association de parties distinctes apparues isolément à diverses hauteurs. Voyons maintenant comment se fait, d'étage en étage, le raccord des nappes procambiales qui prennent naissance à chaque niveau pour, de là, se propager peu à peu aux niveaux inférieurs.

Le pétiole et la nervure médiane de la feuille forment un ensemble graduellement aminci vers le haut. A l'arc procambial étroit qui occupe la pointe de l'organe font suite, aux niveaux inférieurs (V. fig. 24), des arcs procambiaux beaucoup plus amples. Dans certaines régions de la feuille, chez les *Nyctaginées,* la transition est graduelle entre les arcs procambiaux étroits du sommet et les arcs plus étendus qui leur succèdent. Les nappes procambiales qui descendent des nervures supérieures passent des uns aux autres, en déviant peu à peu de la verticale. Mais, à d'autres niveaux, certaines circonstances, par exemple un changement brusque dans l'étendue de l'arc procambial, viennent mettre obstacle à ce raccord constant et régulier des étages successifs du système.

Toutefois, chez les *Nyctaginées*, les portions dorsales des arcs procambiaux superposés se continuent exactement d'un étage à l'autre. Mais les nappes procambiales qui forment, aux niveaux supérieurs, la partie ventrale de l'arc se continuent librement *dans l'aire* de l'arc procambial plus large des niveaux inférieurs (fig. 24).

De même, dans la tige, les arcs procambiaux apparus aux divers niveaux se raccordent, dans certains cas, d'étage en étage. C'est ainsi que les choses se passent chez les *Caryophyllées* à tiges normales. Les arcs procambiaux de l'étage **A** (fig. 97), lorsqu'ils atteignent l'étage inférieur **B**, se continuent vers le bas au sein même du procambium propre à cet étage, entre le bois et le liber auxquels il peut avoir déjà donné naissance, et donnent par cela même une activité nouvelle au recloisonnement interlibéro-ligneux.

Au contraire, chez quelques *Caryophyllées* à tiges dites anomales et chez la plupart des autres *Cyclospermées,* cette coïncidence ne s'établit pas, et les nappes procambiales d'origine supérieure, lorsqu'elles arrivent à l'étage inférieur **B** (fig. 98, 99) s'y continuent librement en dehors du procambium propre à cet étage, se poursuivant ainsi vers le bas au travers des tissus *d'origine quelconque* qu'elles trouvent sur leur passage. C'est ce que montre la fig. 98 relative non à une *Nyctaginée* mais à une *Tetragonia.* A l'étage inférieur **B**, les deux cordons libéro-ligneux latéraux, en produisant vers l'extérieur une épaisse couche de *pseudopéricycle* et de liber **Pp**, ont rendu onduleux l'arc procambial **D E F G H**. La nappe procambiale de l'étage **A** dédoublée à l'étage intermédiaire **A A** se prolonge à l'étage **B** dans ce pseudo-péricycle même, sans prendre contact avec le procambium propre à l'étage **B**, qui persiste à la zône interlibéro-ligneuse des deux cordons, et demeure en **F** au contact de l'écorce.

Chez les *Nyctaginées* mêmes une disposition très analogue résulte d'un processus un peu différent.

Les zônes procambiales qui descendent des feuilles perdent de de bonne heure dans la tige le profil simplement arciforme qu'elles offraient dans les premiers temps. Les tissus libéro-ligneux ne suffisant pas à occuper tout l'espace que ces zônes leur offrent, il se constitue seulement quelques cordons, dans l'intervalle desquels le procambium ne donne naissance, provisoirement du moins, à aucun élément libéro-ligneux. Dans ces zônes réservées, qui peuvent être considérées comme des rayons médullaires, malgré l'origine procambiale du tissu, les éléments procambiaux les plus profonds se transforment en un parenchyme lâche qui acquiert bientôt une certaine épaisseur. La zône de recloisonnement procambial qui persiste au voisinage de l'écorce se trouve donc, par cela même, repoussée, dans les rayons médullaires,

à une certaine distance en dehors des cordons libéro-ligneux. Au dos de ceux-ci apparaît d'ailleurs un pseudo-péricycle qui prolifère. En somme, l'arc procambial simple du début se trouve désormais plissé (**a a a** fig. 99 **A**).

Mais, à un niveau inférieur, cette même zône procambiale reste simple au contraire, étant envahie d'emblée dans toute son étendue par la différenciation libéro-ligneuse, ce qui exclut la possibilité d'un plissement. Les nappes procambiales qui occupent à l'étage supérieur **A** les parties concaves de l'arc plissé ne s'en prolongent pas moins, cependant, à l'étage **B**, en traversant les tissus d'origine quelconque qu'elles trouvent sur leur chemin. Elles viennent passer, à l'étage **B** en **aa** dans le pseudo péricycle, sans prendre contact avéc le procambium propre à cet étage (V. fig. 99, **B**). Il en résulte naturellement l'apparition successive, sur une même section de tige, de plusieurs zônes procambiales distinctes dont les plus externes sont les plus jeunes. On voit comment s'explique, d'une façon assez simple en somme, l'anomalie du sytème libéro-ligneux caulinaire des Cyclospermées.

Mais, d'autre part, chez la *Tetragonia* comme chez les *Nyctaginées*, les zônes procambiales **F** (fig. 98 **B**, fig. 99 **B**), qui forment les anses concaves de l'arc plissé commencent, à un certain moment, à s'accroître marginalement, comme l'avaient fait au début les arcs procambiaux mêmes qui descendaient des feuilles. Or, leur expansion marginale se fait, non pas suivant l'arc plissé dont elles font partie, mais circonférenciellement. Aussi les voit-on bientôt, sur chaque section transversale, s'étendre de droite et de gauche à travers le pseudo-péricycle voisin. Le procambium tend donc en somme, à une certaine époque, à se relier directement d'un côté à l'autre, au dos du cordon libéro-ligneux (V. fig. 100).

Supposons que ce passage du procambium au dos du cordon libéro-ligneux ne se réalise que tardivement, les nappes descendantes **a a** de la fig. 99 **B** arriveront au niveau considéré avant que les arcs procambiaux latéraux **F** aient pu se rejoindre d'un côté à l'autre, et on verra en somme apparaître, sur cette section, en arrière du cordon, une grande nappe procambiale qui ne dérive pas du procambium propre à ce niveau.

Au contraire, supposons que le procambium se relie de bonne heure, de droite à gauche, au dos du cordon libéro-ligneux, les nappes

descendantes (a); rencontrant à ce niveau un procambium déjà constitué, cesseront d'être distinctes, et il semblera que, sur la section considérée, le procambium primitif s'est à un certain moment bifurqué des deux côtés du cordon libéro-ligneux pour former derrière lui une zône procambiale continue plus externe. Dans ce dernier cas, un seul procambium semble, par ses plissements successifs, fournir tout l'appareil conducteur de la tige.

On voit comment s'expliquent les deux aspects décrits par Hérail (28) comme des modes différents de la formation des couronnes libéro-ligneuses successives. Le premier s'observe chez les *Nyctaginées* au dos des larges cordons profonds des *Mirabilis* (cordon **H**, fig. 84), *Abronia,* etc. Le second est général pour tous les cordons étroits, profonds ou périphériques.

§ VIII. — Formation et valeur anatomique des cordons libéro-ligneux.

Que les zônes procambiales soient restées simplement arciformes ou qu'elles se soient plissées, la différenciation libéro-ligneuse, d'abord limitée à certains points de ces zônes, finit par intéresser aussi certains points des régions primitivement réservées. Ainsi apparaissent, entre les cordons primitifs, sur le même plan qu'eux ou sur un plan différent suivant que les zônes procambiales sont restées simples ou se sont plissées, d'autres cordons, qui ne diffèrent des premiers que par l'époque plus tardive de leur formation. Ce sont des cordons libéro-ligneux *tardifs,* mais rien n'autorise à dire que ce sont des *faisceaux secondaires ;* ils existent aussi bien dans la feuille que dans la tige.

La structure définitive de l'appareil libéro-ligneux, dans la feuille comme dans la tige, résulte naturellement de la façon dont se localise, aux divers niveaux, la différenciation libéro-ligneuse sur les zônes procambiales. Elle résulte aussi de la forme qu'ont prise ces zônes procambiales à l'époque où cette différenciation survient. Par l'un ou l'autre des procédés décrits plus haut, le plissement des arcs procambiaux aboutit à la dispersion des cordons libéro-ligneux à toutes les profondeurs d'une zône circulaire assez large.

Des circonstances locales, telles que le nombre plus ou moins grand

des courants libéro-ligneux qui doivent prendre place sur une section donnée, et l'étendue même de cette section, déterminent en chaque endroit le nombre des cordons libéro-ligneux qui se constituent. Suivant l'espace qui leur est offert, et leur abondance même, les tissus libéro-ligneux forment en effet, à chaque niveau, tantôt un grand nombre de cordons distincts, tantôt quelques gros troncs qui représentent un certain nombre de cordons coalescents.

Il en résulte que, chez les *Nyctaginées,* les cordons libéro-ligneux n'ont qu'une individualité anatomique très vague. En réalité, ils sont plutôt comparables aux filets d'eau qui ruissellent en s'anastomosant sur une vitre mouillée qu'à des organes définis, tels qu'on se figure généralement, par exemple, les muscles ou les filets nerveux d'un animal. C'est là, du moins en tant qu'il s'agit de la tige, un état de choses assez rare chez les plantes supérieures. Le fait semble au contraire assez fréquent dans les feuilles. D'ailleurs la connaissance préalable de la feuille nous sera particulièrement utile pour l'étude de la tige.

La structure fine des tissus libéro-ligneux n'a pas été de ma part l'objet d'études spéciales, excepté en ce qui concerne la transformation graduelle en pseudo-péricycle des tubes libériens superficiels. J'ai cependant eu l'occasion de donner, au cours de ce chapitre, quelques indications sur l'aspect général des tissus conducteurs. Je dois signaler, en outre, comme un fait assez remarquable, la finesse et, semble-t-il, la caractérisation imparfaite des tubes libériens chez un grand nombre d'espèces : *Mirabilis Jalapa* et *longiflora, Oxybaphus viscosus* et *floribundus, Pisonia nitida* et *hirtella, Bougainvillea spectabilis*. Les tubes libériens, chez ces diverses espèces, offrent des parois de fond horizontales et très minces, mais sur lesquels fait souvent défaut, semble-t-il, l'épaississement grillagé habituel. Des recherches plus suivies seraient cependant nécessaires pour pouvoir émettre à cet égard une opinion ferme. Ce que je puis dire, c'est que l'emploi des colorants ordinaires, et en particulier du bleu de méthylène tannique, qui révèle des grillages magnifiques dans le liber de *Bœrhaavia viscosa,* n'en montre aucun chez les espèces que je viens de citer.

Dans les chapitres suivants, j'espère faire comprendre plus complètement, à l'aide d'une série d'exemples, les données générales renfermées dans ce premier chapitre. J'étudierai successivement la feuille, l'axe floral et la tige.

CHAPITRE IV

Le procambium dans la feuille

Sommaire. — I. Structure du limbe. Situation des faisceaux nervulaires dans le parenchyme. — II. Structure des pièces florales. — III. Développement du parenchyme dans les feuilles et les pièces florales. — IV. Origine du procambium dans la feuille et les pièces florales : *a* dans les petites nervures de la feuille, *b* dans les nervures latérales de l'involucre et du calice, *c* dans la nervure médiane de l'involucre et du calice, *d* dans la nervure médiane des feuilles. — V. Evolution des éléments libériens. Origine du pseudo-péricycle et gaines périfasciculaires diverses. — VI. Développement du procambium dans la nervure médiane des feuilles. — VII. Superposition des étages successifs de l'arc procambial. Segment ventral et zônes procambiales libres. — VIII. Zônes procambiales libres émanées des nervures latérales.

§ I. — Structure du limbe. — Situation des faisceaux nervulaires dans le parenchyme.

Dans la famille des *Nyctaginées*, la structure du mésophylle offre suivant les espèces des variations intéressantes dont je crois pouvoir donner rapidement quelques exemples, bien que les détails d'histologie pure ne rentrent pas absolument dans le cadre de mon travail.

Chez *Abronia umbellata*, espèce à feuilles un peu charnues, le mésophylle est homogène et en totalité palissadique d'un épiderme à l'autre. Il y a entre les nervures, six, sept, et parfois huit rangées d'éléments superposés, étroits et fort longs. Les faisceaux nervulaires sont petits et situés à peu près à mi-distance des deux épidermes.

Les éléments palissadiques affectent souvent une disposition rayonnante autour de leur pôle ligneux.

Chez *Boerhaavia viscosa* le mésophylle est bifacial, mais la zône lacuneuse (1 fig. 1 et 3) n'occupe guère que le quart de l'épaisseur totale de la feuille, et les faisceaux nervulaires sont plongés avec leur gaîne parenchymateuse (g) dans la zône palissadique (t, fig. 1 et 3).

Les cellules du parenchyme lacuneux sont utriculaires et en rapport les unes avec les autres par des prolongements courtement coniques bien distincts du corps même de la cellule. Il en existe deux assises superposées sous l'épiderme inférieur.

La zône palissadique comprend trois rangées de cellules (t), dont les supérieures, contigües à l'épiderme, sont beaucoup plus allongées que les autres. Cependant le caractère palissadique de ces dernières est lui-même nettement accusé.

Les grandes cellules de la rangée sous-épidermique offrent presque toutes des ponctuations circulaires alignées en séries régulières suivant la grande dimension de la cellule. Chacune de ces ponctuations représente le sommet d'une très courte éminence conique qui était en contact, à l'origine, avec une pareille verrucosité d'une cellule voisine, enlevée par le rasoir dans la confection de la coupe. Ces tubercules de mise en rapport apparaissent plus nettement encore sur la paroi des deux autres assises palissadiques. Ils sont évidemment comparables aux prolongements plus gros qu'offrent les cellules du tissu lacuneux.

L'épiderme supérieur est abondamment stomatifère.

Les fines nervures sont munies d'une immense gaîne parenchymateuse qui les sépare du tissu palissadique ambiant, et ne laisse libre que l'extrémité libérienne du petit faisceau. Les nervures un peu plus fortes (fig. 2 g) n'ont qu'une gaîne moins développée et moins complète. Dans un cas comme dans l'autre, la comparaison des nombreux exemples représentés dans une même coupe montre bien que la partie droite et la partie gauche de la gaîne proviennent chacune d'un seul élément primitif recloisonné suivant le plan du limbe, tandis que les cellules situées à la pointe du bois proviennent d'un, deux ou trois éléments dès l'origine indépendants, et sous-jacents à chacune des trachées voisines.

Les éléments parenchymateux qui forment la gaîne ne sont pas allongés suivant l'axe du faisceau. Vus de côté, leur profil rappelle

celui des cellules palissadiques (V. fig. 3 g). Dans cette figure, le faisceau est représenté tel qu'on le voit par transparence à travers la gaîne. Les cellules représentées en ponctué sont les cellules sous-trachéennes de la gaîne. Ces « gaînes » ont été récemment l'objet d'un important travail de M. Schubert, mais aucune *Nyctaginée* n'est citée par l'auteur.

Chez *Oxybaphus viscosus*, deux assises sont très nettement palissadiques. Les faisceaux nervulaires répondent à la seconde. Ils n'ont pas de gaîne bien caractérisée. L'assise suivante, qui est la troisième, est formée d'éléments courts, intermédiaires par leur forme entre les cellules palissadiques et les cellules utriculaires du parenchyme lacuneux. Celui-ci comprend trois rangées d'éléments dont la mise en rapport se fait par des prolongements coniques assez courts. Dans cette espèce, les faisceaux nervulaires ne sont donc plus que partiellement plongés dans le tissu palissadique.

Chez *Bougainvillea spectabilis*, une seule assise, contiguë à l'épiderme supérieur, reste palissadique ; elle est d'ailleurs formée d'éléments assez allongés. L'assise suivante, qui répond aux faisceaux nervulaires, est au contraire courte, et offre déjà les prolongements épais du tissu lacuneux. Les faisceaux nervulaires peuvent donc être considérés comme plongés dans ce dernier tissu. Viennent ensuite quatre assises de parenchyme lacuneux typique. (V. fig. 4).

Il existe autour des faisceaux nervulaires une gaîne parenchymateuse peu développée mais nettement caractérisée.

Lorsqu'on examine les cellules de l'épiderme, on aperçoit çà et là un élément recloisonné horizontalement. A la face supérieure de la feuille, l'épiderme ainsi dédoublé déborde souvent largement, par sa base, dans le tissu palissadique sous-jacent. Ce recloisonnement est constant au-dessous des poils et dans leur voisinage immédiat (V. fig. 4 s. e).

Pisonia nitida offre un mésophylle analogue à celui de *Bougainvillea spectabilis*, mais l'unique assise palissadique est très courte, parfois presque cubique. Les faisceaux nervulaires, qui répondent à l'assise suivante, sont entièrement plongés dans le parenchyme lacuneux qui comprend cinq rangées de cellules à prolongements longs et épais. Il y a tendance évidente à la formation de gaines périfasciculaires mais elles restaient mal caractérisées dans les échantillons que j'ai eus à ma

disposition et qui provenaient des serres. Chaque cellule palissadique renferme un petit cristal d'oxalate de chaux.

§ II. — Structure des pièces florales.

Chez *Oxybaphus viscosus* et *Mirabilis Jalapa* les sépales (pièces pétaloïdes) n'offrent entre les deux épidermes que deux rangées de cellules cubiques. Chez *O. viscosus* la structure des pièces de l'involucre est au début, la même. Mais, à la maturation du fruit, ces deux assises se trouvent dissociées pendant l'accressence du calice, et se changent en un réseau lâche de cellules chlorophylliennes qui ne forment plus qu'un seul plan entre les deux épidermes.

§ III.— Développement du parenchyme dans le limbe des feuilles, des pièces involucrales et des sépales.

Tant que l'organe est jeune, le parenchyme se termine au bord de la feuille, dans l'angle de raccord des deux épidermes, par une seule ligne de cellules. Dans l'accroissement du limbe en surface, la plus grande part revient au recloisonnement intercalaire des parties préexistantes. Mais la rangée de cellules marginales, dont il vient d'être question, se recloisonne elle-même, et donne naissance à des parties nouvelles. Il existe donc, sur tout le pourtour des divers organes foliacés dont il s'agit, une sorte de point de végétation périphérique qui, pendant longtemps, contribue à son accroissement. Mes recherches ont porté principalement à cet égard sur *Mirabilis Jalapa*, *Oxybaphus viscosus et floribundus, Pisonia nitida*, *Bougainvillea spectabilis*. Pour les pièces florales sur *Mirabilis* et *Oxybaphus*.

Involucre, Sépales. — Dans les pièces de l'involucre et dans les sépales, la cellule marginale demeure simple, c'est-à-dire ne se montre jamais dédoublée, sur les coupes, en deux cellules superposées. Mais, en se recloisonnant perpendiculairement au plan du limbe, elle donne naissance vers le plan médian à des cellules qui ne tardent pas à se dédoubler par une cloison horizontale (V. fig. 13 *). Ainsi prennent naissance deux rangées de cellules qui demeurent simples, sauf au niveau des nervures, et constituent à elles seules toute l'épaisseur

du parenchyme. Comme nous le verrons, c'est l'assise interne (figurée en bas dans les dessins) qui produit le procambium des nervures et, en outre, le tissu sous-trachéen de la nervure médiane. L'assise externe produit, au dessus de la nervure médiane, un massif assez épais, formé d'éléments allongés suivant l'axe de la nervure. Enfin, lorsque les nervures latérales acquièrent une certaine importance, cette même assise se recloisonne sur leurs côtés, de sorte que le parenchyme comprend en cet endroit trois rangées de cellules au lieu de deux (V. fig. 11 *).

Feuilles. — Dans les jeunes feuilles, au bord du limbe, le parenchyme, qui peut être plus ou moins épais dans la région moyenne de l'organe, vient se terminer avec trois rangs de cellules seulement contre une assise marginale unique. Celle-ci, de temps en temps, se recloisonne et, suivant la direction de la cloison, un nouvel élément s'ajoute à l'une des trois assises cellulaires voisines. Les segments détachés par des cloisons obliques, en contact par l'une de leurs extrémités avec l'un des épidermes, se trouvent continuer naturellement l'assise interne ou l'assise externe. (V. fig. 18 *). Ceux qui résultent d'un recloisonnement perpendiculaire au plan du limbe deviennent parties constituantes de l'assise moyenne. (V. fig. 17).

Entre les nervures, l'assise interne (en bas dans les figures) devient, dans toutes les espèces, chlorophyllienne et palissadique, elle reste indivise. Mais, comme nous le verrons, c'est elle qui fournit, sous la nervure médiane, tout le tissu sous-trachéen. Sous les nervures de second ordre, elle se transforme en éléments allongés pareils à ceux qui apparaissent au côté dorsal de la nervure. Au contraire, cette assise demeure palissadique et chlorophyllienne sous les petites nervures.

L'assise moyenne est celle qui fournit les nervures. Nous aurons à rechercher comment. Entre les nervures, elle reste indivise, et nous avons vu précédemment l'aspect histologique qu'elle y prend.

Bien qu'apparus dans cette assise moyenne, les faisceaux nervulaires, sauf les derniers formés, qui restent toujours petits, ne tardent pas à devenir beaucoup plus hauts que cette assise même. Le fait est déjà visible sur le faisceau relativement grêle de la fig. 10. Dans la feuille adulte, l'ordre d'apparition des nervures est indiqué

par la quantité variable dont elles débordent l'assise cellulaire qui leur a donné naissance.

Le reste du parenchyme dérive de la troisième assise, *assise externe*. Celle-ci se dédouble horizontalement tout près du bord du limbe, qui offre dès lors quatre assises entre les deux épidermes. La plus profonde des deux rangées qui résultent de ce dédoublement se divise plus tard à son tour. En général, ce nouveau recloisonnement apparaît d'abord à droite et à gauche des nervules (V. fig. 10), comme s'il avait pour rôle de compenser la dénivellation produite par la croissance exagérée de la cellule qui a produit le faisceau. Le limbe comprend, à partir de ce moment, cinq assises. La sixième se constitue plus tard par un nouveau dédoublement, de la plus profonde de ces deux assises.

On voit que, d'une manière générale, dans la formation du parenchyme, le recloisonnement progresse, à la face dorsale de la feuille, de la superficie vers la profondeur. C'est ce que traduit le schéma de la fig. 20. Telle est la marche *normale* du recloisonnement chez les diverses espèces que j'ai étudiées. Mais il me paraît également certain que, chez toutes, il survient çà et là quelques recloisonnements irréguliers. L'assise contiguë à l'épiderme supérieur, et l'assise voisine qui produit ces nervures, m'ont toujours paru former, cependant, une région à part, bien différenciée dès l'origine du reste du parenchyme. La disposition que représente la fig. 19 a été observée dans une jeune écaille périulaire de *Pisonia nitida*. Elle semble bien indiquer que, dans les organes à végétation peu active, ces deux assises (**f** et **c** fig. 19) au lieu d'apparaître séparément au bord de la feuille, peuvent dériver l'une de l'autre. Une partie des recloisonnements qui surviennent d'ordinaire dès le point de végétation marginal ont été, dans ce cas là, beaucoup plus tardifs, et se sont trouvés reportés à un stade ultérieur de l'évolution des tissus.

§ IV. — Origine du procambium dans la feuille et les pièces florales.

a. DANS LES PETITES NERVURES DE LA FEUILLE

Le développement des faisceaux qui occupent les *petites nervures du limbe* va nous offrir, sous une forme réduite quant au volume, mais

complète quant à ses phases successives, le même processus formatif, que nous verrons aboutir ailleurs à la constitution des gros faisceaux libéro-ligneux de la nervure médiane et de la tige, ou aux cordons plus grêles des axes floraux.

J'ai étudié plus ou moins complètement, à ce point de vue spécial, un certain nomdre de Nyctaginées : *Mirabilis Jalapa* et *longiflora, Oxybaphus viscosus* et *floribundus, Pisonia nitida* et *hirtella, Boerhaavia viscosa, Bougainvillea spectabilis*. Le développement des faisceaux nervulaires passe chez toutes par les mêmes étapes successives, et cette conformité se poursuit avec une constance remarquable jusque dans les détails du recloisonnement. Je m'attacherai particulièrement ici à décrire ce qu'on observe dans la feuille d'*Oxybaphus viscosus*. Les figures 5 à 10 permettront de suivre le recloisonnement. Les numéros indiquent dans ces figures l'ordre d'apparition des cloisons.

Une seule file de cellules donne naissance à tout le faisceau nervulaire. En section transversale, on voit les recloisonnements successifs s'inscrire dans l'aire d'un seul élément qui, au début, ne diffère pas par sa dimension des éléments voisins. A l'époque où débute ce recloisonnement, le parenchyme du limbe est, en général, homogène d'un épiderme à l'autre. Seules, les nervures les plus fines, et les plus tardives, peuvent apparaître alors que les tissus ont déjà pris dans une certaine mesure la disposition bifaciale définitive.

Les éléments qui donnent naissance aux petites nervures appartiennent (fig. 10) à la seconde rangée de cellules au-dessous de l'épiderme *supérieur* (épiderme *interne* dans le bourgeon, figuré *en bas* dans mes dessins parce que je suppose toujours la feuille relevée contre la tige et l'observateur placé au centre de celle-ci). Ces éléments sont donc séparés de l'épiderme par une rangée de cellules. Celles-ci sont manifestement étrangères au faisceau et elles deviennent par la suite palissadiques et chlorophylliennes. Quant aux cellules qui séparent le jeune faisceau procambial de l'épiderme inférieur (épiderme externe dans le bourgeon représenté *en haut* dans mes dessins) elles sont, au début, au nombre de deux ou de trois, suivant que les recloisonnements d'où résulte la structure définitive du limbe sont plus ou moins près d'être achevés à l'époque où apparaît la nervure. A l'âge adulte, il y a quatre rangs de cellules entre les

fines nervules et l'épiderme externe (supérieur dans les dessins); nous avons vu quelle en est la structure.

La première cloison dédouble horizontalement l'élément primitif en deux cellules, dont *l'interne* **st** (inférieure dans les dessins), ne se transforme à aucune époque en élément vasculaire, tandis que *l'externe* fournit à elle seule les éléments conducteurs libériens et ligneux. (V. fig. 5 à 10).

Cette dernière cellule prend alors successivement plusieurs cloisons parallèles au plan du limbe. *La première* découpe, du côté *externe* (en haut sur les figures), un segment d'où dérivent, ensuite, les premiers éléments libériens (fig. 6, 7). La seconde, isole du côté opposé un élément qui, dans les nervures les plus fines, n'est autre que la première trachée (V. fig. 9) mais qui, en général, ne lui donne naissance que par voie de subdivision longitudinale (V. fig. 10). Les *cloisons suivantes* se succèderont par la suite à mi-hauteur, en formant comme un cambium interlibéro-ligneux. Mais, dès ce moment survient, en général, la différenciation du premier tube libérien, annoncée le plus souvent par un recloisonnement en V de la cellule externe. (V. fig. 8). Le tube libérien initial s'isole ensuite, par une nouvelle cloison, dans l'un des trois angles rayonnants ainsi constitués (fig. 9, 10). Quelquefois, mais rarement, la cellule cunéiforme médiane devient elle-même le premier tube libérien. Il confine alors directement à la périphérie du faisceau, mais, je le répète, ce n'est pas là le cas le plus fréquent.

D'ordinaire, la première trachée ne se caractérise que plus tard.

Lorsque la nervure doit avoir quelque importance, une cloison vient de bonne heure dédoubler par le milieu les cellules superposées qui constituent le cordon procambial. L'élargissement graduel du faisceau se fait ensuite par répétition de ce recloisonnement vertical. En général, le faisceau s'élargit plus vite dans sa portion libérienne que dans sa portion ligneuse.

Excepté dans les nervures les plus fines, la cellule interne **st**, sous-jacente à la première trachée, se divise elle-même verticalement à plusieurs reprises. Mais elle ne prend pas ici de cloisons horizontales, c'est-à-dire parallèles au plan du limbe. Lorsqu'une nervure se présente sur les coupes en section longitudinale, on peut aisément s'assurer que cette cellule interne est elle-même allongée et tubulaire, nettement

fasciculaire et procambiale, aussi longue d'ailleurs que les autres éléments du faisceau (V. fig. 21).

b. FAISCEAUX DES NERVURES LATÉRALES DE L'INVOLUCRE ET DU CALICE (PIÈCES CALIÇOÏDES ET COROLLOÏDES).

Chez *Oxybaphus viscosus*, les pièces de l'involucre et du calice n'offrent, entre les deux épidermes, que deux rangées de cellules, à l'époque où se forment, dans le limbe, les nervures latérales. Bien que ce soient des nervures de second ordre, ou, tout au moins de troisième, elles sont relativement très grêles.

Les faisceaux se forment dans la rangée de cellules qui confine à l'*épiderme interne* (représenté en bas dans mes figures ; V. fig. 11). Comme dans les faisceaux nervulaires de la feuille, le recloisonnement procambial n'intéresse qu'une seule file de cellules par nervure. En section transversale, toutes les cloisons s'inscrivent donc dans l'aire d'un seul élément initial. Observées sur les sections transversales, les unes sont horizontales, les autres verticales.

Ici encore, une première cloison horizontale isole, au contact de l'épiderme, une cellule interne (st) qui ne se transforme à aucune époque en élément vasculaire. Elle acquiert rapidement une certaine largeur et se divise bientôt par des cloisons verticales en plusieurs cellules contiguës. Mais elle ne prend pas de cloisons parallèles au plan du limbe. (V. fig. 11).

L'autre moitié de l'élément primitif, la cellule *externe*, subit les recloisonnements que nous a offerts, dans les feuilles, la partie correspondante des faisceaux nervulaires. Cependant, l'ordre d'apparition des diverses cloisons est ici plus difficile à reconnaître, parce qu'elles s'établissent souvent plus simultanément. Ici encore, le tube libérien initial est parfois tout à fait superficiel, mais, plus souvent, il est séparé de la périphérie du faisceau par un élément procambial.

La trachée initiale confine toujours immédiatement à la cellule interne. Celle-ci, vue en coupe longitudinale, est, comme dans les nervules foliaires, un élément tubulaire, de même longueur que les autres éléments procambiaux. Elle appartient nettement au faisceau.

c. NERVURE MÉDIANE DES SÉPALES ET DE L'INVOLUCRE.

La formation du faisceau (fig. 12) suit ici à peu près la même marche que dans le cas précédent. A l'époque où commence le recloisonnement procambial, il n'y a encore que deux rangées de cellules entre les deux épidermes. Le faisceau se forme dans les cellules qui confinent à l'épiderme interne (inférieur dans mes dessins). Le recloisonnement intéresse d'emblée deux ou trois cellules contiguës. (V. fig. 12 v). Une première cloison horizontale les divise en deux étages. Le segment qui reste au contact de l'épiderme (st fig. 12, 13, 14) ne fournit aucun élément vasculaire. Dans l'autre moitié apparaissent, à peu près simultanément, deux ou trois cloisons horizontales (fig. 13) bientôt recoupées de cloisons verticales qui divisent par le milieu les files de cellules superposées (fig. 14). Tantôt il subsiste une cellule procambiale entre la périphérie du faisceau et le premier tube libérien (fig. 14 pp), tantôt cette cellule manque, et celui-ci confine au tissu extérieur. Quant à la trachée initiale, elle apparaît immédiatement au contact du rang de cellules internes (st) que nous avons vues apparaître avec le premier recloisonnement de l'élément primitif. Mais ici cette rangée de cellules ne demeure pas simple. Outre les cloisons perpendiculaires au plan du limbe, on y voit survenir, plus ou moins tardivement, un recloisonnement parallèle à ce plan, d'où résulte un massif cellulaire d'épaisseur variable interposé à la première trachée et à l'épiderme. A l'âge adulte, les éléments qui le composent sont allongés comme la cellule procambiale d'où ils proviennent, mais de longueur inégale.

d. NERVURE MÉDIANE DES FEUILLES

La figure 15, qui représente la nervure médiane d'une jeune feuille, offre une disposition évidemment très analogue à celle qui a été reconnue dans la nervure médiane des pièces de l'involucre (fig. 14). Une double rangée de cellules (st) sépare ici les trachées initiales de l'épiderme interne, mais l'exacte superposition des cellules d'un rang à l'autre indique clairement qu'elles dérivent d'une assise unique, recloisonnée horizontalement. Dans les feuilles très jeunes, cette assise

est en effet indivise. Plus tard ce même recloisonnement se poursuit et, ici comme dans l'involucre, aboutit à la formation, au-dessous des trachées, d'un massif volumineux formé d'éléments tous allongés suivant l'axe de la nervure. La fig. 16 nous le montre au début de sa formation (st).

Nous retrouvons donc dans la feuille, avec tous ses caractères apparents, le même tissu sous-trachéen que nous avons rencontré déjà dans la nervure médiane des pièces de l'involucre. Tout porterait donc à penser que ce tissu, dans la feuille comme dans l'involucre, dérive du segment interne de l'élément procambial primitif, et correspond comme lui, dans son ensemble, à la cellule qui reste perpétuellement indivise au côté interne de la trachée initiale dans les petites nervures de la feuille.

Mais, fait intéressant, cette hypothèse ne peut pas être vérifiée.

En effet, il n'existe dans la feuille, même très jeune, aucun niveau où on puisse voir dériver d'une assise primitive unique, par un recloisonnement parallèle au plan du limbe, d'une part les cellules qui donnent naissance au massif sous-trachéen de la nervure médiane, de l'autre celles qui produisent les éléments libéro-ligneux. Si, dans une très jeune feuille, on suit jusqu'au sommet, sur la série des coupes successives, les deux assises dont il s'agit, on les voit dériver l'une et l'autre de la cellule en voie de recloisonnement qui termine la feuille, dans l'angle de raccord des deux épidermes. La rangée de cellules qui donne naissance plus bas au tissu dorsal de la nervure en dérive, elle aussi, du côté de l'épiderme externe (en haut sur les figures). C'est ainsi précisément que nous avons vu se terminer au bord de la feuille le parenchyme compris entre les deux épidermes. (V. fig. 17, 18).

D'ailleurs, lorsqu'on passe des nervules foliaires aux nervures de second ordre de l'involucre et du calice, puis à leur nervure médiane, on voit la séparation du segment interne devenir de plus en plus précoce, par rapport au recloisonnement du segment externe de la cellule procambiale. Dans la nervure médiane des feuilles, cas terminal, la précurrence de ce dédoublement initial serait plus grande encore, et se ferait dès le point de végétation.

Telle est l'interprétation à laquelle on est naturellement conduit si on admet, en principe, que toutes les parties du cordon procambial

nervulaire doivent nécessairement se retrouver, avec cette même origine procambiale, dans les grosses nervures.

Mais on peut dire également que l'existence, contre la première trachée, d'un élément indifférencié ou d'un massif de pareils éléments répond, dans tous les cas, à une simple nécessité physiologique. Il est en effet permis de penser que la trachée ne peut pas demeurer en contact immédiat avec des éléments aussi spécialisés qu'une cellule épidermique ou une cellule chlorophyllienne palissadique. Dès lors, rien n'empêche d'admettre que, dans la nervure médiane, très importante et de formation très précoce, des tissus extérieurs au procambium s'annexent aux éléments conducteurs, et leur forment, du côté ventral de la feuille comme du côté dorsal, une espèce de gaine isolante. Au contraire, dans les petites nervures des feuilles, peu importantes et de formation tardive, la présence du cordon procambial ne modifie pas l'évolution du tissu voisin, et c'est le procambium lui-même qui se trouve obligé de fournir, par sa face interne, les éléments qui doivent séparer la première trachée des cellules palissadiques voisines. Il en est naturellement de même dans les nervures de tous ordres du calice et de l'involucre, où le faisceau se forme au contact de l'épiderme.

A défaut d'argument péremptoire, des raisons d'analogie m'amènent à préférer cette seconde interprétation à la première (*).

§ V. — Évolution des éléments libériens, origine du pseudo-péricycle, formations périfasciculaires diverses.

Les *Nyctaginées* n'ont pas été comprises dans les recherches récentes de M. J.-L. Léger sur les caractères histologiques primitifs et les métamorphoses des éléments libériens. L'examen de cette famille ne m'a cependant rien offert qui ne cadre absolument avec les conclusions générales de M. Léger. Je n'ai donc ici qu'à les confirmer sur des documents nouveaux, et nulle tâche ne pouvait d'ailleurs m'être plus agréable.

Comme on l'a vu, les premiers éléments libériens apparaissent,

(*) C'est ainsi que, d'après les observations de M. J.-L. Léger, la gaine scléreuse des faisceaux, dans la tige de *Carex vulpina*, tantôt dérive du procambium et tantôt est d'autre origine, suivant l'importance des faisceaux (34, p. 153).

tantôt à la périphérie même du faisceau, dans les éléments procambiaux les plus superficiels, tantôt un peu plus profondément, dans la seconde assise procambiale à partir de la surface. Puis la différenciation libérienne progresse peu à peu vers la région moyenne du faisceau. Les tubes libériens, aisément reconnaissables, dès l'origine, à l'*épaississement nacré* de leur paroi, forment bientôt au bord du faisceau une bandelette continue et compacte. (V. fig. 15 n). Le procambium, dans cette région, se transforme en totalité en éléments *nacrés*, et on ne voit rien qui ressemble aux cellules annexes ou cellules sœurs qui sont si nettement distinctes dans d'autres familles. En section longitudinale, les éléments libériens sont tous de même longueur, de même longueur aussi que les éléments procambiaux non encore différenciés. (Fig. 16 N).

Les dispositions qui viennent d'être décrites sont celles qu'on observe tout d'abord. Bientôt, les tubes libériens les plus superficiels changent d'aspect. Leur lumière s'élargit en même temps que disparaît l'épaississement nacré de leur paroi. Ils se transforment finalement en un tissu polygonal à parois minces et réfringentes qui, bientôt, forme au faisceau comme une gaîne partielle, adossée au liber. Telle est l'origine du *pseudopéricycle*. Dans ce tissu se trouvent naturellement compris les éléments procambiaux qui pouvaient exister, au début, entre les tubes libériens externes et la périphérie du faisceau. La fig. 14, relative à une pièce de l'involucre, en offre quelques-uns (pp). Mais la masse principale du pseudo-péricyle provient de la transformation des tubes libériens externes. Cette transformation ne se faisant pas toujours régulièrement de proche en proche, il arrive parfois que certains éléments, déjà nettement péricycliques, apparaissent *en dedans* de tubes libériens encore bien caractérisés. La fig. 16 en offre quelques exemples (pp). D'autre part, on note toutes les transitions entre l'élément nacré le plus typique et les larges tubes polyédriques qui sont le stade ultime de leur transformation. Il n'est pas rare de voir quelques recloisonnements survenir dans les éléments nacrés au cours de leur évolution. D'autres exemples de ces métamorphoses du liber seront donnés à propos de la tige.

Il existe donc, au dos des nervures, dans la feuille adulte, une gaîne partielle *pseudopéricyclique* d'origine fasciculaire. Les petites nervures offrent, d'autre part, contre leurs trachées initiales, un élément tubu-

laire à paroi mince et réfringente, très apparent sur les coupes, et qui n'est autre que l'élément procambial interne (V. fig. 9).

Dans les grosses nervures, il existe, au même endroit, un tissu polyédrique à parois minces, *tissu médulloïde,* qui correspond, comme nous l'avons vu, à la cellule unique (st) des petites nervures. C'est dans ce tissu que se constitue la portion interne de l'arc libéro-ligneux nervulaire, lorsque la nervure le comporte.

Entre le *pseudo-péricycle* externe, d'une part, et, d'autre part, les éléments sous-trachéens, ou le tissu médulloïde interne, le faisceau offre la structure un peu spéciale que j'ai indiquée d'une façon générale dans le premier chapitre, et sur laquelle mes figures renseigneront d'ailleurs suffisamment. Je rappellerai seulement qu'à tous les âges de la feuille, on retrouve, entre bois et liber, une zône de recloisonnement *sérié* qui a tout a fait l'aspect d'une zône génératrice secondaire, bien qu'elle représente seulement un recloisonnement procambial tardif.

Enfin, comme on l'a vu, il se forme dans certaines espèces, autour des faisceaux nervulaires, une *gaîne parenchymateuse périfasciculaire*. Celle-ci dérive, *pour ses éléments latéraux,* du mésophylle ambiant, *pour ses éléments sous-trachéens* (fig. 1 ✻) du procambium (cellules sous trachéennes).

Nous avons vu précédemment comment apparaît le tissu *procambial* dans la nervure médiane de la feuille : un étroit massif de procambium se constitue tout d'abord. C'est en suivant son accroissement, puis en recherchant comment se localise dans ce procambium la différenciation libéro-ligneuse que nous pourrons comprendre la structure de la nervure médiane dans la feuille adulte, en particulier la répartition et l'orientation des divers cordons.

§ VI. — Développement du tissu procambial dans la nervure médiane.

Le procambium, en même temps qu'il *s'épaissit* par la persistance du recloisonnement parallèle qui lui a donné naissance, *s'accroit en largeur*, de telle sorte qu'une zône procambiale plus ou moins large se substitue bientôt au massif étroit primitif.

Le *procambium* s'accroit en largeur de deux façons :

1° Par un recloisonnement *intercalaire* qui dédouble longitudinalement quelques-unes des files de cellules juxtaposées qui le constituent.

2° Par *croissance marginale*, le recloisonnement procambial se propageant latéralement dans le tissu ambiant au-delà des limites du procambium primitif.

La zône procambiale plus ou moins large ainsi constituée, d'abord plane, ne tarde pas à s'incurver, et se transforme de bonne heure en un arc de procambium dont la concavité regarde la face interne de la feuille (fig. 22 **v**). Cette incurvation du procambium provient, d'une part, de son accroissement propre ; d'autre part, du recloisonnement du tissu sous-trachéen, qui se transforme en un massif volumineux de parenchyme médulloïde. Ce recloisonnement se localise toujours au voisinage immédiat du *procambium* (fig. 15, 16, **s t**), de telle sorte qu'il y a là comme une zône génératrice à fonctionnement unilatéral. Souvent cette zône de recloisonnement se relie très nettement, sur les côtés, au recloisonnement procambial, en contournant les éléments trachéens qui peuvent être déjà constitués.

On peut donc dire que le procambium s'enroule en arc autour de ce massif médulloïde sous-trachéen.

Cet arc demeure quelque temps ouvert du côté interne, pendant que ses branches continuent de s'allonger peu à peu. C'est à leur extrémité que viennent se terminer, aux divers niveaux, les faisceaux des nervures latérales (fig. 16 **N**). L'insertion de ces faisceaux sur le système conducteur médian est en effet, dans la jeune feuille, toujours et en totalité *marginale*. A cette époque, le procambium s'accroit lentement par ses bords, le recloisonnement gagnant de temps en temps, à la pointe des branches de l'arc, un nouvel élément jusque là parenchymateux. Et, presque aussitôt, on voit apparaître dans le nouvel élément procambial un certain nombre de cloisons superposées. Sa spécialisation est donc complète et rapide.

Puis, à une certaine époque, l'accroissement marginal de l'arc procambial change à la fois de direction et d'allure. A travers le tissu médulloïde sous-trachéen apparaît, reliant directement les deux branches de l'arc dorsal, une zône de recloisonnement procambial (fig. 23 **B**) qui ferme l'arc du côté interne. Nous n'avons plus affaire

ici, comme tout à l'heure, à un lent allongement des deux branches de l'arc initial : Le recloisonnement se propage maintenant en un laps de temps très court d'un côté à l'autre du massif interposé. Mais c'est en même temps un recloisonnement procambial relativement pauvre, une ou deux cloisons seulement apparaissant tout d'abord dans chaque élément intéressé (**B** fig. 23). En certains points seulement de cet *arc ventral*, le recloisonnement procambial acquiert une certaine puissance. C'est là que se constitueront, par la suite, les faisceaux libéro-ligneux.

D'ailleurs, sur l'arc dorsal lui-même, lorsque sa formation précède de beaucoup l'apparition des premiers éléments libéro-ligneux, on voit, en général, le recloisonnement procambial perdre bientôt de son activité dans certaines régions, qui deviennent déjà de véritables rayons médullaires, tandis que se localise en certains points le recloisonnement plus abondant qui indique la place des cordons libéro-ligneux (fig. 23, **D E F**).

§ VII. — Superposition des étages successifs de l'arc procambial. Segment ventral et zônes procambiales libres.

Il existe souvent, entre les deux branches de l'arc procambial dorsal, non pas une seule ligne de recloisonnement constituant un arc ventral bien défini, mais un ensemble de recloisonnements parallèles plus ou moins confus. Parfois aussi (fig. 23 **A, B**), on distingue avec une parfaite netteté deux lignes de recloisonnement, dont l'interne seule (**B**), réunit les deux branches de l'arc dorsal à leur extrémité, tandis que la seconde s'étend dans le parenchyme médulloïde interposé sans atteindre latéralement les branches de l'arc dorsal.

Ces diverses dispositions s'expliquent si on étudie une même nervure médiane à divers niveaux. Chez *Bougainvillea,* nous trouvons en effet tout d'abord, près du sommet, une région où l'arc ventral n'existe pas (V. fig. 22, 24 **a**). Un peu plus bas apparaît une ligne de recloisonnement simple, bien définie, qui relie les deux branches de l'arc dorsal à leur extrémité, et continue bien réellement à travers le parenchyme médulloïde le recloisonnement procambial de l'arc dorsal (fig. 24 **b A**). Cet arc ventral demeure visible sur les coupes suivantes. Puis, vient

un certain niveau où l'arc dorsal s'accroît considérablement par le fait de nervures latérales qui viennent y aboutir. La zône de recloisonnement **A**, cependant, *persiste au même endroit* c'est-à-dire à la même distance du sommet de l'arc dorsal, et nous la retrouvons plus bas dans sa situation primitive en **A** (fig. 24 **c**) Mais elle n'offre plus, à ce niveau, aucune connexion avec les branches de l'arc dorsal, qui se sont fort allongées, et entre lesquelles existe en **B** un arc procambial indépendant de la zône **A**.

Il arrive fréquemment, d'ailleurs, que ces zônes procambiales superposées finissent par se rapprocher et se confondre plus ou moins, lorsque la différenciation libéro-ligneuse tarde beaucoup, ou lorsqu'elles ne sont pas dès l'origine suffisamment distantes les unes des autres. D'où résultent les dispositions plus confuses déjà signalées.

§ VIII. — Zônes procambiales libres émanées des nervures latérales.

D'autres zônes procambiales, celles-ci émanées des nervures latérales, peuvent apparaître aussi dans la nervure médiane. Les nervures latérales, au début, sont constituées par un simple ruban procambial, et, comme nous l'avons vu, s'insèrent marginalement sur l'arc procambial médian comme le représente la figure 16 (**N**). Mais, plus tard, les plus grosses de ces nervures se développent *dans le limbe* comme le fait, de son côté, le système procambial médian. Le ruban procambial initial s'incurve en arc, puis se ferme du côté interne par un arc ventral. C'est-à-dire que, dans son trajet libre, le ruban procambial primitif s'accroît à droite et à gauche. Au contraire, à partir du niveau où il se confond avec l'arc procambial médian, il ne s'accroît que d'un côté, du côté qui répond au segment ventral de l'arc. Du moins son expansion vers le sommet de l'arc dorsal est-elle fort limitée. Que devient alors la zône d'accroissement **a i** (fig. 25-26) comprise entre le ruban procambial primitif et l'arc principal ? Dans le plus grand nombre des cas (V. fig. 25), elle perd toute connexion avec le ruban primitif au moment ou celui-ci, abandonnant son orientation naturelle, s'incline pour prendre place sur le bord de l'arc dorsal médian. Mais elle reste en continuité avec la zône **a e** par le segment ventral de l'arc

procambial latéral, et toutes deux s'infléchissent suivant la courbure de l'arc procambial médian pour coïncider avec son segment ventral, et, plus exactement, pour le constituer.

Mais, chez d'autres espèces *(Pisonia nitida, Neea,* parfois *Oxybaphus viscosus)* (v. fig. 26 **I**), la zône **ai**, bien que perdant toute relation avec le ruban procambial primitif **p** au moment où il s'incline pour entrer sur l'arc médian, ne subit cependant ni déviation, ni renversement, et se projette simplement dans l'aire de la nervure médiane, continuant seule le trajet oblique de la nervure latérale avant son insertion. Parfois (fig. 26 **II**) la zône **ae** se sépare elle-même de la portion médiane **p** de l'arc nervulaire et accompagne la zône **ai**. Les zônes procambiales ainsi constituées prennent place naturellement *en deçà* du segment ventral de l'arc médian, tel qu'il existait *au dessus* de l'insertion nervulaire, mais *au delà* du segment ventral qui s'établit *au dessous* de cette insertion, lorsque la zône **ae** se réfléchit vers l'axe de la feuille. La fig. 27, qui représente l'entrée d'une grosse nervure latérale dans l'arc de la nervure médiane chez *Pisonia nitida,* montre cette zône procambiale **ai** au début de sa différenciation. On voit qu'au lieu de se raccorder avec l'arc procambial dorsal la zône de recloisonnement se projette en dedans vers l'axe de la feuille.

En résumé, nous voyons que dans l'aire de la nervure médiane peuvent exister des zônes procambiales de plusieurs ordres. A chaque niveau se constitue, par le développement naturel de l'ébauche procambiale initiale, un *arc procambial principal,* comprenant une portion dorsale et une portion ventrale. Mais, d'autre part, des *zônes procambiales libres* apparaissent. Les unes prolongent simplement vers le bas de la feuille, d'étage en étage, certaines portions de l'arc procambial qui occupe plus haut la nervure médiane, les autres continuent dans le parenchyme de cette nervure, avec leur orientation naturelle, certaines portions des arcs procambiaux qui forment les nervures latérales.

Ces zônes procambiales d'origines diverses ne forment pas, par leur juxtaposition, un *arc unique plissé,* et leur mode de développement ne permet guère d'admettre l'existence virtuelle d'une telle formation chez les *Nyctaginées*. Mais ces nappes procambiales n'en constituent pas moins, toutes ensemble, le plan embryonnaire de l'appareil conducteur définitif. Leur disposition fait prévoir où pourront, dans la

feuille adulte, se constituer les cordons libéro-ligneux ; elle indique en même temps quelle sera leur orientation (v. fig. 26), car la direction du bois et du liber reste toujours la même sur une même zône procambiale. Les deux faces de cette zône sont en effet comme spécialisées pour la production de l'un ou de l'autre, et toutes les variations qu'on observe dans l'orientation des faisceaux s'expliquent soit par le déplacement ou le plissement de la zône procambiale, soit par le passage d'un cordon d'une zône sur une autre. En cela d'ailleurs les *Nyctaginées* ne nous offrent rien qui leur soit particulier.

Voyons maintenant comment se localise sur ces zônes procambiales la différenciation libéro-ligneuse.

CHAPITRE V

Développement et structure définitive du système libéro-ligneux médian de la feuille

---

Sommaire. — I. Formation des rayons médullaires, tantôt *primitive*, tantôt *consécutive*. — II. Distribution et mode d'accroissement des cordons libéro-ligneux. — III. Course et orientation des cordons libéro-ligneux (données générales).

---

§ I. — Formation des rayons médullaires, tantôt *primitive*, tantôt *consécutive*.

La différenciation libéro-ligneuse est, dans son allure, absolument indépendante du développement plus ou moins précoce que peut offrir le tissu procambial.

Dans certains cas, elle débute de bonne heure, alors qu'il n'existe encore dans l'aire de la nervure médiane qu'un cordon procambial très étroit (fig. 15 **v**). Ailleurs, l'arc procambial est déjà très développé lorsqu'apparaissent les premiers éléments libéro-ligneux (V. fig. 22). Il peut même s'être déjà fragmenté en cordons procambiaux distincts (fig. 23 **D E F**) séparés par des rayons médullaires **R** où se maintient seulement un recloisonnement procambial très pauvre (V. fig. 23).

Lorsque les rayons médullaires se constituent ainsi par extinction partielle du recloisonnement procambial en certains points bien définis, antérieurement à l'apparition des éléments libériens et ligneux, ces

rayons médullaires peuvent être considérés comme étant de *formation primitive*. Leur formation est *primitive* encore lorsque la différenciation libéro-ligneuse se localise dès le début en certains endroits de l'arc procambial, en ménageant dans l'intervalle des régions qui deviennent des rayons médullaires. Mais la formation de ces rayons est au contraire *consécutive* lorsque la différenciation libéro-ligneuse, très précoce, envahit primitivement *la totalité* d'un arc procambial encore peu développé. C'est ce que montrent les figures 15, 16. Il est certain que le faisceau cunéiforme ainsi constitué représente à lui seul plusieurs cordons libéro-ligneux de la feuille adulte, car une nervure latérale (**N** fig. 16) aboutit directement à son bord droit. Or, au niveau correspondant de la feuille adulte, les nervures latérales aboutissent, non au faisceau moyen de la nervure médiane, mais à l'un des faisceaux latéraux. Le cordon unique de la fig. 16 se fragmente donc au cours de son développement. Les choses se passent de la façon suivante.

A mesure que les tubes libériens externes élargissent leur lumière pour se transformer en pseudopéricycle (**p p** fig. 16), d'autres tubes libériens se constituent plus intérieurement. Mais ceux-ci, au lieu de former du bord droit au bord gauche du faisceau une zône ininterrompue, apparaissent en certains points seulement. Dans l'intervalle, le procambium se transforme en un parenchyme médulloïde, qui, bientôt, sépare largement les massifs libéro-ligneux. L'état définitif est le même que dans le cas précédent mais, comme on le voit, la formation des rayons médullaires est ici *consécutive* et non plus *primitive*. La figure 28 nous offre un rayon médullaire **R** en voie de formation du côté droit d'un faisceau. Lorsque le même processus sera survenu du côté gauche, il y aura, au lieu d'un seul faisceau, trois cordons indépendants. Les deux latéraux, points de terminaison des nervures latérales, et comme tels soumis à un accroissement rapide, pourront se dédoubler à leur tour.

Que la formation des rayons médullaires soit primitive ou consécutive, ils demeurent, à l'origine, traversés par le recloisonnement procambial qui se continue ainsi d'un cordon à l'autre. Mais, dans le rayon médullaire, le recloisonnement procambial devient unilatéral et produit seulement quelques éléments qui s'ajoutent au tissu médulloïde interne. Vers l'extérieur, il ne produit rien. D'ordinaire, d'ailleurs, cette zône de recloisonnement disparaît à l'âge adulte entre les cordons. A certains

niveaux cependant apparaissent par la suite dans les rayons médullaires des cordons libéro-ligneux tardifs.

§ II. — Distribution et mode d'accroissement des cordons libéro-ligneux

Enfin, quel que soit encore le mode de formation des rayons médullaires, si on suit sur une certaine hauteur, dans une même feuille, un système de cordons voisins, on les voit, suivant les niveaux, tantôt se subdiviser, tantôt se réunir en quelques gros troncs, suivant l'espace qui leur est offert à chaque niveau. C'est ainsi, en particulier, que le faisceau unique qui occupe la pointe de la feuille se segmente presque toujours, un peu plus bas, en plusieurs cordons, au niveau même ou la nervure médiane commence à augmenter de volume et ce, alors même que les nervures latérales reçues dans l'intervalle sont de volume insignifiant (V. fig. 29).

Car, suivant l'espace disponible, les nouveaux éléments libéro-ligneux apparaissent, soit au contact des anciens, soit un peu plus loin, un rayon médullaire demeurant libre de tissus conducteurs entre les massifs libéro-ligneux d'âges différents.

On peut donc dire, d'une façon générale, que l'accroissement marginal des cordons libéro-ligneux se fait, suivant les niveaux, *de deux manières ;* tantôt les nouveaux tissus s'ajoutent simplement aux côtés des anciens, pour former avec eux un tout cohérent et indivis, tantôt il apparaît entre les uns et les autres (primitivement ou consécutivement) un rayon médullaire et, dès lors, il existe, à côté du cordon ancien, *un rameau d'accroissement* de ce cordon.

Notons d'ailleurs que cette tendance à la formation des rameaux d'accroissement n'aboutit pas à l'émiettement de l'appareil libéro-ligneux. Rien n'est plus fréquent, au contraire, que de voir se réunir en une masse unique des fascicules grêles d'origine diverse. Une certaine harmonie de structure résulte d'ailleurs toujours des divers accidents de course que peuvent offrir les cordons libéro-ligneux.

§ III. — Course et orientation des cordons libéro-ligneux (données générales).

Voyons maintenant comment se superposent d'un niveau à l'autre les divers étages du système libéro-ligneux médian.

Un simple coup d'œil aux trois figures 62, 63, 64 relatives à *Oxybaphus viscosus* montre comme quoi le rameau d'accroissement apparu en **a** sur la fig. 62 et passé, fig. 63, sur le segment ventral de l'arc conducteur se continue (fig. 64), à l'étage inférieur, sur cette même région, et prend place par cela même au delà de la nervure **N**. Il en résulte naturellement que l'insertion de cette nervure, *marginale* dans le jeune âge de la feuille (V. fig. 29) se trouve devenir *intercalaire* à l'âge adulte, **a** étant de formation relativement tardive.

D'ailleurs, si d'un niveau à l'autre les segments ventraux de l'arc vasculaire ne se superposent pas assez exactement, le rameau d'accroissement se continue aux niveaux inférieurs, non pas sur l'arc ventral, mais dans l'aire même de cet arc, sur une zône procambiale indépendante (V. **N 1** fig. 64-65.) Sur l'arc ventral lui-même se continueront au contraire *par exemple* les cordons latéraux de l'arc vasculaire latéral si la nervure latérale en comporte (V. fig. 65 n_2).

L'orientation des faisceaux situés sur les arc procambiaux est d'ailleurs toujours normale, c'est-à-dire que si on suppose ces arcs ouverts à plat le bois se trouve toujours du côté interne de la feuille, le liber du côté externe. C'est pourquoi, sur le segment ventral de l'arc principal, qui est un segment réfléchi, l'orientation des faisceaux est en apparence inverse. Au contraire, dans les cordons qui descendent des nervures latérales et prennent place sur des arcs indépendants tels que **n n** fig. 74, l'orientation des faisceaux est normale, le bois regardant du côté interne.

Il suffit d'examiner les figures 46 à 57 pour se rendre compte des dispositions définitives très variables qui résultent chez les diverses espèces des divers ordres de faits énumérés jusqu'ici.

CHAPITRE VI

Course des cordons libéro-ligneux dans la nervure médiane et le pétiole de quelques espèces.

Sommaire. — I. Mirabilis Jalapa et longiflora. — II. Oxybaphus viscosus. — III. Bougainvillea spectabilis. — IV. Pisonia uitida. — V. Autres espèces.

---

§ I. — Mirabilis Jalapa et longiflora L.

Comme j'ai déjà eu l'occasion de le dire, la course des cordons libéro-ligneux et leur distribution sur des sections transversales comparables sont sujettes, dans les feuilles des Nyctaginées, à des variations individuelles assez considérables. Aussi les descriptions qui vont suivre sont-elles données *à titre d'exemple seulement*, sans qu'il me soit possible d'indiquer exactement dans quelles limites peuvent varier, d'une feuille à l'autre, le parcours des cordons ou l'aspect des sections transversales.

Toutefois, ce qui a été dit précédemment sur le mode de complication de l'appareil libéro-ligneux foliaire permettra au lecteur de comprendre aisément l'origine des dispositions diverses qui lui seront signalées, et d'apprécier en même temps ce qu'elles ont dans chaque cas de plus particulièrement contingent.

En ce qui concerne spécialement *Mirabilis Jalapa*, j'ai trouvé dans le pétiole et la partie inférieure de la nervure médiane, tantôt la

disposition nettement bisériée de la figure 53, tantôt une structure plus simple où un seul cordon ventral s'oppose du côté interne à l'arc dorsal. Il s'agit d'ailleurs, dans tous les cas considérés, de feuilles adultes à leur plus grand développement normal (*feuille maxima normale* de M. O. Lignier). Il m'a paru convenable de considérer comme plus particulièrement typique pour *Mirabilis Jalapa* la structure la plus complexe qu'on y rencontre.

Tout ce qui sera dit de *Mirabilis Jalapa* s'applique également à *M. longiflora*, espèce cependant bien distincte.

A la pointe même de la feuille, la nervure médiane offre le faisceau indivis que représente la fig. 46. Quelques très grêles nervures latérales viennent y aboutir à droite et à gauche dans les quelques millimètres qui suivent et le faisceau, un peu plus bas, se fragmente en trois cordons distincts (fig. 47). Au niveau même où entre dans l'aire de la nervure médiane une nouvelle nervure **N** (fig. 48) un peu plus volumineuse que les précédentes, mais formée d'un seul faisceau indivis, le cordon latéral du côté droit se fragmente, et émet un fascicule **m** qui vient faire vis-à-vis au cordon médian sur le segment ventral de l'arc vasculaire. Autrement dit, un changement est survenu à ce niveau même, à une époque relativement très précoce, dans le mode d'accroissement de ce cordon latéral. Au-dessus de ce point, son développement progressif a simplement abouti à son élargissement graduel. Au dessous de ce point, il s'est augmenté d'un *rameau d'accroissement* indépendant.

Par ce fait même, l'insertion de la nervure **N** au lieu d'être simplement *marginale* comme celle des nervures précédentes est devenue *intercalaire* à l'état adulte.

Fait intéressant, et qui nous est un premier exemple des variations innombrables que peut offrir ce *parcours des cordons*, la nervure latérale suivante, située à gauche, s'insère marginalement sur l'arc vasculaire, le cordon latéral gauche n'ayant pas encore de rameau d'accroissement à ce niveau (**N g** fig. 49).

Plus bas, nous voyons s'insérer du côté gauche une nouvelle nervure latérale (**N N** fig. 50). Mais celle-ci, beaucoup plus forte que les précédentes, comprend trois cordons. Un nouveau rameau d'accroissement **a** se détache du cordon latéral gauche de la nervure médiane, et passe sur le segment ventral. Le fascicule latéral *droit*

nd de la nervure latérale passe lui-même sur le segment ventral de l'arc vasculaire latéral, de manière à s'opposer par son bois au cordon médian du même arc. Aussi se trouve-t-il tout naturellement reporté sur le segment ventral de l'arc vasculaire principal au moment où le cordon médian de l'arc latéral vient prendre place au bord du segment dorsal de l'arc principal. Les cordons **n d** et **a** fusionnent sur l'arc principal (fig 51). Quant au fascicule gauche de l'arc latéral, il reste uni au cordon principal du même arc. Mais, un peu plus bas, il s'en sépare comme rameau d'accroissement et fait retour au segment ventral en se confondant avec **n d.**

La nervure latérale suivante nous offre une variante de la même disposition. Le cordon principal de cette nervure est déjà presque inséré sur l'arc vasculaire médian lorsque le fascicule gauche (**n g**) s'en détache en tournant pour passer sur l'arc ventral (V. fig. 52). On voit qu'à ce niveau le cordon latéral gauche (l)est dédoublé ; le droit, encore entier, fournit un rameau d'accroissement qui s'intercale entre lui et le cordon médian (11 fig. 52).

Il ne me paraît pas nécessaire de continuer pour les nervures latérales inférieures une description qui nous présenterait toujours les mêmes faits.

On voit quelle est, d'une manière générale, l'origine des divers cordons qui constituent l'appareil libéro-ligneux médian. Les nervures latérales elles-mêmes reçoivent dans le limbe, après un parcours analogue, les nervures d'ordre inférieur. Dans la nervure médiane elle-même, on voit s'insérer sur les bords de l'arc dorsal, entre les grosses nervures secondaires, des fascicules moindres, qui semblent n'être dans bien des cas que des nervures de troisième ou de quatrième ordre, fascicules annexes des grosses nervures secondaires déjà insérées sur l'arc médian. Au lieu de s'insérer sur les nervures secondaires *pendant leur parcours libre*, ces fascicules *entrent avec elles* dans l'aire de la nervure médiane, et ne font leur insertion qu'ensuite.

Les cordons d'origine diverse et de nombre très variable qui arrivent ainsi successivement sur le segment ventral de l'arc médian se réunissent, vers la base du limbe en un petit nombre de gros cordons (V. fig. 53). Les plus voisins du plan médian sont formés des courants libéro-ligneux que nous avons vus passer sur le segment ventral tout en

haut de la feuille. Les plus marginaux, au contraire, sont ceux qui proviennent des nervures inférieures. Il existe d'ailleurs entre ces divers courants, au cours de leur descente, des anastomoses, des échanges d'éléments et des coalescences momentanées. Vers la base du limbe tous s'alignent régulièrement sur un arc concave opposé à l'arc dorsal. Mais, comme j'ai déjà eu l'occasion de le dire, dans certaines feuilles, tous deviennent cohérents en un cordon unique médian et très large. L'arc dorsal demeure cependant ouvert, c'est-à-dire que le cordon ventral unique n'est pas enveloppé par le retour de ses branches, comme nous l'observerons chez *Oxybaphus viscosus*.

Les deux nervures **r r** (fig. 53) petites, et les plus basses de toutes, méritent une mention spéciale. Le pétiole offre, près de l'insertion du limbe, une dépression en gouttière sur sa face interne, et le limbe de la feuille est décurrent durant quelques millimètres sur les deux crêtes mousses qui bordent cette gouttière. Les deux nervures dont il s'agit parcourent cette décurrence, et les deux crêtes. En réalité ce ne sont que des nervures de troisième ordre, annexes de la nervure secondaire la plus basse, mais qui ne s'insèrent sur elle que très bas, alors qu'elle-même est déjà entrée dans la dépendance des cordons médians. Parfois ces deux nervures **rr**, ou l'une d'elles seulement, se terminent en pointe libre vers le bas dans les tissus du pétiole, après avoir envoyé quelques rameaux au faisceau marginal de l'arc dorsal.

Chez *Mirabilis Jalapa* la disposition qui vient d'être décrite ne se modifie guère qu'à la base du pétiole ou à l'insertion même de la feuille.

Les cordons latéraux de l'arc ventral deviennent cohérents avec les cordons latéraux de l'arc dorsal (V. fig. 54). Les cordons moyens (**hi**) au contraire restent indépendants. Puis, un peu plus bas, chacun d'eux se change en un système de deux faisceaux accolés par le liber, l'un des massifs ligneux regardant à droite, l'autre à gauche (V. fig. 55) Ensuite ces deux massifs ligneux se relient du côté ventral de la feuille. En somme les deux faisceaux se sont retournés, mais le bois reste largement enveloppant. Les deux faisceaux se rapprochent alors peu à peu de l'arc dorsal et finalement s'y intercalent, leur bois et leur liber prenant contact avec ceux des cordons voisins (V. fig. 56

et 57). A partir du moment où les deux faisceaux sont retournés on a bien l'impression qu'il existe dans le pétiole un arc foliaire unique plissé.

Il se constitue finalement à l'insertion de la feuille un arc libéro-ligneux continu. Nous le retrouverons par la suite (V. fig. 58, 59, 60).

§ II. — Oxybaphus viscosus L'Her.

La formation du système libéro-ligneux foliaire médian aux dépens des courants vasculaires qui descendent des nervures latérales s'effectue chez *Oxybaphus viscosus* à peu près exactement comme chez *Mirabilis Jalapa*. Toutefois la comparaison des figures révèle immédiatement une différence assez notable dans la répartition des cordons libéro-ligneux. Chez *Oxybaphus viscosus* les cordons qui passent les premiers sur le segment ventral de l'arc vasculaire, tout en haut de la feuille, ne s'alignent plus, comme chez *Mirabilis Jalapa*, avec les cordons qui passent sur ce même arc à un niveau moins élevé. Tandis que ces derniers continuent régulièrement dans sa courbe l'arc vasculaire dorsal, jusqu'à constituer avec lui une couronne complète, les cordons d'origine plus élevée se projettent dans l'aire de cette couronne. (V. fig 67). Ils se forment sur une zône procambiale libre, dans l'aire du système dorsiventral principal.

Quelques indications rapides feront suffisamment connaître la marche des divers cordons.

A la pointe de la feuille nous trouvons, comme chez *Mirabilis Jalapa,* d'abord un faisceau indivis, puis trois cordons distincts (fig. 61, 62). Un peu au-dessus du point où s'insère la première nervure de quelque importance $\mathbf{N}_1$ (fig. 63) les deux cordons latéraux passent sur le segment ventral et se réunissent ensuite pour former le cordon **A** (fig. 64). Les nervures latérales $\mathbf{N}_1$ prennent leur place. Puis un peu au-dessus d'une nouvelle paire de nervures latérales ces deux cordons $\mathbf{N}_1$ passent sur le segment ventral, le droit en totalité, le gauche en partie seulement. C'est à dire que ce dernier émet seulement un rameau d'accroissement qui passe sur l'arc ventral. (V. fig. 65).

Les nervures $\mathbf{N}_2$ comprennent plusieurs cordons. Les principaux, $\mathbf{N}_2$ prennent place sur l'arc dorsal, les latéraux $\mathbf{n}_2$ sur l'arc ventral

en enveloppant le massif N_1 **A** N_1. Un peu plus bas les cordons n_2 fusionnent dans le plan moyen (V. fig. 66).

Les nervures latérales suivantes font leur insertion suivant le même mode. Celles de la base du limbe sont très grosses et comprennent un grand nombre de cordons différents. Les principaux prennent place sur l'arc dorsal, les autres sur l'arc ventral. Ceux qui étaient primitivement compris entre la nervure médiane et la nervure latérale passent de l'autre côté en tournant, leur bois restant opposé à celui des cordons principaux. Comme nous l'avons déjà vu chez *Mirabilis Jalapa*, ce déplacement se fait, tantôt avant l'entrée de la nervure latérale dans l'aire de la médiane, tantôt après. Comme les nervures sont très grosses, il en résulte momentanément une disposition d'ensemble assez complexe. On observe parfois, mais tout transitoirement chez cette espèce, des cordons inverses comparables à ceux des *Pisonia* et *Neea*.

A la base du limbe, le cordon médian A_2 se dédouble (fig. 67) et ses deux moitiés s'écartent l'une de l'autre. Les cordons situés sur l'arc ventral plus latéralement s'éloignent peu à peu, ainsi qu'elles, du plan médian, et bientôt s'alignent avec les branches de l'arc dorsal pour le continuer dans sa courbe. (V. fig. 67). Le cordon A_1 demeure indivis dans l'aire de la couronne libéro-ligneuse incomplète ainsi constituée. Ce n'est qu'à l'insertion de la feuille sur la tige qu'il se dédouble. Ses deux moitiés prennent place ensuite entre les cordons de l'arc dorsal, après s'être retournées. Les cordons se passent, à cet égard, exactement comme chez *Mirabilis Jalapa*. Les cordons **r** (fig. 67) ont ici la même origine que chez cette espèce. Ce sont les plus marginaux de l'arc vasculaire. Ils ne rentrent dans le système médian qu'en haut du pétiole.

§ III. — Bougainvillea spectabilis Willd.

Assez souvent on retrouve chez cette espèce, dans la nervure médiane du limbe, une structure très analogue à celle qui vient d'être décrite chez *Oxybaphus viscosus*. Mais le cordon qui répond au cordon A_1, au lieu de rester indivis jusqu'en bas du pétiole, se brise assez haut en deux moitiés qui rentrent, chacune de son côté,

sur l'arc dorsal, comme elles le font aussi, d'ailleurs, mais beaucoup plus bas, dans l'espèce précédente.

Plus fréquemment, on n'observe pas chez *Bougainvillea spectabilis* de cordon ventral impair correspondant au cordon **A**, de l'*Oxybaphus*. Les courants libéro-ligneux de provenance diverse qui passent à la partie supérieure de la feuille sur le segment ventral de l'arc vasculaire forment bien tout d'abord, au côté interne de la nervure, un massif médian **B** auquel viennent s'adjoindre, comme le montre la fig. 68, les fascicules accessoires **n** des nervures latérales; mais, si on suit vers le bas de la feuille ce cordon médian **B**, on le voit se briser en deux massifs **B** et **B**, au niveau même où il commence à être enveloppé du côté ventral par les branches de l'arc dorsal, occupées par les cordons **c c** (fig. 69). Très souvent l'orientation de ces cordons **B B** devient oblique, à un certain moment, leur bois s'inclinant pour faire face à l'arc dorsal voisin (fig. 69).

Puis, à la partie supérieure du pétiole, les cordons **B B** commencent à s'éloigner beaucoup du plan médian de la nervure. Plus bas, les cordons situés sur la partie voisine de l'arc dorsal s'écartent les uns des autres, laissant entre eux un espace libre, et c'est là que vient finalement prendre place le cordon **B**, comme le montre la fig. 70. Enfin, vers la moitié ou le tiers inférieur du pétiole les cordons situés sur l'arc ventral commencent à former deux groupes, l'un droit et l'autre gauche, qui continuent dans leur courbe les deux branches de l'arc dorsal. Celui-ci (fig. 71) s'ouvre peu à peu. A la base du pétiole tous les cordons, jusque là distincts (fig. 71), deviennent cohérents en un massif unique très large. Ensuite s'effectue leur passage de la feuille à la tige.

§ IV. — Pisonia nitida Desf.

Chez *Pisonia nitida* la structure du système libéro-ligneux foliaire est plus compliquée que dans les espèces précédentes. Elle est aussi plus variable. Les nervures latérales d'un certain volume sont aussi plus nombreuses bien que la grosseur même de la nervure médiane ne soit pas augmentée en proportion. Cette circonstance peut avoir une certaine part dans la génèse des dispositions parfois un peu confuses qui vont être décrites.

Chez *Pisonia nitida*, un certain nombre de cordons, à leur sortie des nervures latérales, prennent place, dans le système médian, non pas sur le segment ventral de l'arc foliaire, mais sur les zônes procambiales libres qui continuent dans l'aire de la nervure médiane les arcs procambiaux nervulaires. J'ai précédemment indiqué avec plus de détail l'origine et l'aspect de ces zônes (V. fig. 26, 27). En raison même de cette situation, les cordons dont il s'agit sont *inverses* par rapport à ceux de l'arc foliaire principal. Leur bois regarde vers la face interne de la feuille, tandis que celui des cordons voisins, situés sur le segment ventral de l'arc, regarde vers la face externe de la feuille (Fig. 26, **c A ai**).

Ici encore, on observe d'une feuille à l'autre des variations individuelles très considérables et, dans certains cas, les faisceaux situés au côté interne de la nervure, sauf les plus marginaux, tournent tous leur bois en dedans. Les figures 72 à 76 permettront au lecteur d'apprécier les variations qu'on peut observer aux divers niveaux d'une même feuille.

Chez *Pisonia nitida*, comme chez les espèces précédentes, un faisceau indivis occupe la nervure à la pointe de la feuille. Sur lui s'insèrent tout d'abord, *marginalement*, de petits cordons libéro-ligneux qui descendent des premières nervures latérales. Puis le massif se fragmente et à l'arc dorsal s'oppose un arc ventral semblable à celui que nous a offert la feuille de *Mirabilis Jalapa*. Au dessous de ce point s'insèrent encore quelques nervures latérales. Mais cette fois elles prennent place entre l'arc ventral et l'arc dorsal, leur insertion est *intercalaire*.

Au niveau de la fig. 72 il existe, comme on le voit, deux gros cordons sur le segment ventral de l'arc foliaire. Une grosse nervure latérale **N**, formée d'un cordon principal et de deux fascicules accessoires va rentrer dans le système conducteur médian. Cette insertion est faite au niveau de la fig. 73, mais suivant un mode particulier. Tandis que le cordon médian vient, comme d'ordinaire, s'intercaler en **N** sur l'arc foliaire, en tournant peu à peu sur lui-même, les deux fascicules **ng** et **nd** qui l'accompagnaient dans le limbe s'en séparent et, *sans modifier leur orientation*, entrent dans l'aire de la nervure médiane.

A partir de ce niveau il existe dans la nervure médiane, en dedans

du segment ventral de l'arc foliaire, un arc libre qui continue l'arc vasculaire de la nervure latérale **N**.

Pour des raisons que je ne peux préciser mais qu'on trouverait probablement dans l'époque même à laquelle se développent, d'une part la zône procambiale libre dont il s'agit, d'autre part le segment ventral de l'arc foliaire aux niveaux inférieurs, divers rameaux d'accroissement des cordons marginaux *passent plus bas sur cet arc libre*, en se retournant, au lieu de se rendre sur le segment ventral de l'arc principal.

C'est ainsi qu'après s'être annexé quelque temps au cordon **M** le massif **N** s'en sépare au-dessus de l'insertion d'une nouvelle nervure **R**, tourne sur lui-même, le bois cheminant autour du liber et vient enfin s'unir à nouveau aux deux cordons **n n**. (V. fig. 74)

D'autres nervures rentrent ensuite suivant le même mode. A un certain niveau les cordons médians de l'arc ventral sont séparés de la face interne de la nervure par toute une série de cordons inverses (V. fig. 75).

Parfois cette structure compliquée persiste jusqu'au bas du pétiole. Mais, dans la feuille à laquelle se rapportent les figures, elle se simplifiait dès la base du limbe, par le retour des cordons inverses au segment ventral de l'arc principal. Ces divers cordons, après s'être rapprochés des bords de l'arc dorsal, tournaient à un certain moment sur eux-mêmes, le bois cheminant autour du liber, et fusionnaient alors bord à bord avec les cordons de la série voisine. Vers la base du pétiole (fig. 76), nous trouvons une disposition qui rappelle à la fois ce que nous a offert *Mirabilis Jalapa* et ce qui existe à certains niveaux chez *Bougainvillea spectabilis*. Comme chez la première espèce, il existe un arc ventral concave, ici interrompu au milieu, il est vrai, et de plus petit rayon; comme chez la seconde les cordons médians, plus profonds que les autres, font face par leur bois à l'arc dorsal. Plus bas encore, près de l'insertion de la feuille, les cordons marginaux de l'arc ventral s'alignent avec ceux de l'arc dorsal graduellement ouvert. Lorsque les cordons médians sont petits, il les suivent et deviennent alors les plus marginaux de tous, abstraction faite des petits cordons **r r**, déjà signalés à propos de *Mirabilis Jalapa*. D'autres fois, au contraire, les cordons médians s'intercalent sur l'arc dorsal, comme les cordons **h i** de *Mirabilis Jalapa*. Puis

survient le tassement de tous les cordons en un arc libéro-ligneux continu.

§ V. — Autres espèces

Outre les plantes dont il vient d'être question, j'ai étudié encore, au point de vue de la structure des feuilles, diverses autres *Nyctaginées*, mais elles ne m'ont rien offert d'assez spécial pour qu'il soit utile d'en donner ici une description particulière.

Je signalerai seulement, comme exemple d'une disposition assez fréquente chez les espèces arborescentes à grandes feuilles, la structure de la nervure médiane et de la partie supérieure du pétiole chez une *Neea* (fig. 77) dont j'ai eu quelques feuilles fraiches à ma disposition. L'arc dorsal, chargé de nombreux cordons, est fermé du côté interne par un segment ventral droit, occupé dans toute son étendue par une rangée de cordons libéro-ligneux assez forts et très rapprochés. Dans l'aire du système clos ainsi constitué se trouvent deux séries de cordons libres, les uns **A**, orientés comme les cordons du segment ventral, les autres, **i** plus internes, orientés inversement. Je me suis assuré que les cordons **A** répondent aux cordons **A** d'*Oxybaphus viscosus* tandis que les cordons **i** continuent comme les cordons **i** de *Pisonia nitida* (fig. 75) les cordons accessoires de certaines nervures latérales particulièrement volumineuses. Nous trouvons donc ici, dans un système dorso-ventral enveloppant, tel que celui d'*Oxybaphus viscosus*, deux groupes de cordons à orientation contrariée, comme ceux que nous a offerts *Pisonia nitida*. On peut comparer à cette figure le schéma de la figure 26, **c**. Les cordons **i** viennent, comme chez *Pisonia*, s'accoler à un certain niveau au bord des cordons **A**, après s'être retournés. Ils manquent d'ailleurs dans certaines feuilles ou n'apparaissent que transitoirement sur une étendue de quelques millimètres au-dessous des grosses nervures latérales.

Au contraire, *Boerhaavia viscosa*, *Abronia umbellata*, *Pisonia hirtella* reproduisent en général sous une forme réduite, les dispositions que nous a offertes *Mirabilis Jalapa*.

CHAPITRE VII

Le procambium et les tissus libéro-ligneux dans les axes floraux.

Axes floraux.

Chez *Oxybaphus viscosus*, seule espèce étudiée à ce point de vue, le procambium des axes floraux dérive du recloisonnement d'une assise unique qui peut être à l'origine la troisième, la quatrième ou la cinquième au-dessous de l'épiderme, mais qui, finalement apparaît toujours comme la *sixième*, lorsque l'écorce a acquis par voie de recloisonnement son épaisseur normale.

Ce procambium est un tissu sérié, d'aspect cambial, semblable à celui de la feuille. Le recloisonnement qui lui donne naissance s'appauvrit bientôt dans certaines régions où le tissu produit prend, vers l'intérieur, les caractères de la moëlle. Il persiste au contraire en certains points régulièrement distribués où se constituent finalement des cordons libéro-ligneux. La fig. 30 en offre trois **F**. La formation des rayons médullaires **R** est donc *primitive*.

Comme dans la feuille, le premier tube libérien apparaît tantôt au contact de l'écorce (fig. 30) tantôt un peu plus intérieurement (fig. 31). Comme dans la feuille encore, les tubes libériens les plus superficiels perdent bientôt leur épaississement nacré pour former avec les éléments procambiaux externes, s'ils existent, une zône pseudo-péricyclique (**pp** fig. 32). Dans ce pseudo-péricycle apparaissent en général

de nouvelles cloisons (fig. 32), de sorte que son épaisseur s'accroît. Mais ce recloisonnement n'offre aucun caractère *procambial*. Je n'ai jamais vu se constituer dans les axes floraux les cordons libéro-ligneux « *surnuméraires* » qui donnent à la tige la structure spéciale dont l'origine va maintenant nous occuper plus longuement.

CHAPITRE VIII

Le procambium dans la tige et la différenciation des tissus libéro-ligneux.

Sommaire. — I. Origine du procambium dans la tige. — II. Tissus qui dérivent du procambium : *a*. Cordons libéro-ligneux et rayons médullaires. Différenciation des cordons profonds. Emigration apparente du procambium vers l'écorce. *b*. Pseudo-péricycle au dos des cordons libéro-ligneux et dans les rayons médullaires. — III. Aspect objectif du procambium et du pseudo-péricycle. — Apparition des nouveaux cordons libéro-ligneux dans le procambium, chez diverses Nyctaginées et aux différents âges.

---

§ I. — Origine du procambium dans la tige.

Chez les Nyctaginées, le point de végétation est *convexe et extrêmement étroit* entre les ébauches foliaires, qui semblent, par leur coalescence, constituer presque toute la tige jusqu'à son sommet, Le *procambium* apparaît de très bonne heure dans le tissu fondamental, alors homogène du centre de la tige à l'épiderme. Une assise cellulaire (ponctuée sur la fig. 34), en se recloisonnant parallèlement tout autour de la tige, donne naissance à toute l'épaisseur de ce procambium. Ce recloisonnement n'existe tout d'abord qu'au-dessous de l'insertion des ébauches foliaires, puis il se relie latéralement de manière à former une zône continue. A l'époque où le procambium devient bien visible, il est presque toujours inégalement distant,

suivant les points, du centre de la tige. Chez *Mirabilis Jalapa*, *Oxybaphus viscosus*, *Pisonia nitida*, il y a constamment six rangs de cellules entre le procambium et le centre de la tige suivant le diamètre qui répond à l'insertion des deux feuilles opposées immédiatement supérieures ; il n'y a au contraire que trois rangs de cellules suivant le diamètre perpendiculaire. La tige elle-même est fortement comprimée dans le même sens, du moins à cette époque.

D'autre part, on peut dire d'une manière générale que cinq rangs de cellules corticales séparent le procambium de l'épiderme. Mais, fréquemment, le nombre des assises corticales est primitivement moindre et l'écorce n'acquiert que plus tard son épaisseur normale, par recloisonnement des deux, trois ou quatre rangées cellulaires qui existaient seules au début.

Comme le montre la figure 33 le procambium né de ce recloisonnement ne se distingue guère au début du tissu fondamental ambiant que par la direction parallèle de ses cloisons. L'apparition des tubes libériens **n** dans ce procambium si peu caractérisé permet cependant d'affirmer sa nature réelle (fig. 33).

§ II. — Tissus qui dérivent du procambium.

a. CORDONS LIBÉRO-LIGNEUX ET RAYONS MÉDULLAIRES. DIFFÉRENCIATION DES CORDONS PROFONDS. ÉMIGRATION APPARENTE DU PROCAMBIUM VERS L'ÉCORCE.

Dans la tige comme dans la feuille, le procambium ne produit de tissus libéro-ligneux qu'en certains points. (**F** fig. 33). Dans l'intervalle persistent des régions que la différenciation libéro-ligneuse n'intéresse pas et qui constituent des rayons médullaires. Ces rayons médullaires **R** sont donc de formation primitive (V. fig. 33). Il en est toujours ainsi dans la tige, à tous les âges.

J'indiquerai en détail, par la suite, en quels points de l'anneau procambial se constituent chez les diverses espèces et aux divers niveaux les cordons libéro-ligneux. Pour le moment, je m'attacherai à décrire seulement la formation même de ces cordons.

Aux endroits où doit apparaître un cordon libéro-ligneux, le recloisonnement parallèle qui produit le procambium est à la fois centripète et centrifuge. Dans les rayons médullaires, au contraire, il est, suivant

les espèces et les niveaux, exclusivement ou presque exclusivement centrifuge. En conséquence, la zône de recloisonnement demeure, dans les rayons médullaires, au contact ou presque au contact de l'écorce, tandis que, dans les cordons en voie de formation, elle passe entre les deux moitiés centrifuge et centripète d'un massif plus ou moins volumineux.

En outre, dans les rayons médullaires, les éléments assez nombreux auxquels donnent naissance *vers l'intérieur* le recloisonnement procambial prennent de bonne heure les caractères de la moelle. La portion correspondante des cordons conserve au contraire son aspect procambial, de sorte que les jeunes cordons semblent pénétrer dans la moelle par leur partie interne tandis que tous demeurent reliés en dehors par le recloisonnement juxta-cortical (fig. 33 v).

La différenciation libéro-ligneuse, dans les cordons profonds qui nous occupent, suit une marche un peu différente de celle qu'elle offrira dans les cordons plus extérieurs. Le recloisonnement procambial est, en effet, particulièrement actif à l'époque où se développent les premiers cordons, et le procambium arrive à former un massif assez volumineux avant qu'apparaissent les premiers éléments libériens ou ligneux (fig. 33).

A l'inverse de ce que j'ai fréquemment remarqué dans la feuille, je n'ai jamais vu, dans ces premiers cordons de la tige, les tubes libériens initiaux se constituer dans le procambium au contact même de l'écorce.

Dans le bourgeon axillaire à développement lent dont la fig. 34 représente une partie, un élément procambial * reste indifférencié entre le premier tube libérien et l'écorce constituée par cinq rangs de cellules. D'ailleurs la situation des cloisons indique bien que cet élément dérive, ainsi que le tube libérien et les cellules sous-jacentes, d'un seul élément initial recloisonné tangentiellement. C'est là ce qui permet d'affirmer sa nature procambiale.

Le bourgeon terminal auquel se rapporte la fig. 33 se développait au contraire assez activement. Dans le cordon de gauche, plusieurs rangs d'éléments procambiaux (pp) séparent les premiers tubes libériens de l'écorce et certains d'entr'eux sont en voie de recloisonnement. Nous avons de même vu se recloisonner, dans l'axe floral, les éléments externes, procambiaux ou libériens qui forment le pseudo-péricycle.

Ce recloisonnement acquiert une importance particulière au dos de

ceux des cordons qui se forment, chez *Mirabilis Jalapa*, par exemple, sur le petit diamètre de l'anneau procambial. A une certaine époque, la tige, qui était elle-même comprimée suivant ce diamètre, commence à s'arrondir. Un recloisonnement parallèle très actif s'établit alors dans les éléments procambiaux externes du cordon, et dans les tubes libériens voisins qui, comme le montre la fig. 35, s'élargissent beaucoup et se recoupent de cloisons tangentielles sans perdre tout d'abord, leur *épaississement nacré* caractéristique.

Dans le cordon de droite de la fig. 33, les premiers tubes libériens ne se sont pas encore constitués. On distingue très nettement dans ce cordon la disposition enveloppante du recloisonnement procambial qui tend à se réfléchir au dos du cordon pour ensuite passer directement de droite à gauche à travers les éléments procambiaux externes.

Lorsque s'est ainsi effectuée, en arrière du cordon, la mise en continuité directe des arcs procambiaux qui occupent à droite et à gauche, les rayons médullaires, on voit disparaître les parties latérales de la boucle procambiale qui a enveloppé le cordon. Dans cette région en effet, les éléments procambiaux *se médullarisent*. En arrière du cordon, l'anneau procambial reconstitué offre, d'ailleurs, exactement le même aspect que dans les régions voisines. Les éléments médulloïdes auxquels il donne naissance en cet endroit ne tardent pas à séparer largement le cordon de l'anneau procambial. Chez certaines espèces, telles que *Bougainvillea spectabilis*, les cordons profonds, encore en totalité procambiaux, apparaissent ainsi sur les sections entièrement isolés de l'anneau procambial reformé derrière eux (fig. 36).

b. PSEUDO-PÉRICYCLE AU DOS DES CORDONS LIBÉRO-LIGNEUX ET DANS LES RAYONS MÉDULLAIRES.

De même que dans la feuille et dans l'axe floral, nous voyons donc se constituer dans la tige, au dos des faisceaux, un *pseudo-péricycle*. Il provient : 1° des éléments procambiaux qui peuvent persister en dehors des tubes libériens externes ; 2° de ces tubes libériens eux-mêmes lorsqu'ils viennent à perdre leur différenciation spécifique. C'est à travers ce *pseudo-péricycle* que se reconstitue l'anneau procambial au dos des cordons déjà constitués.

Mais d'autre part, les arcs procambiaux qui occupent les rayons médullaires peuvent aussi fournir du pseudo-péricycle. Il est formé alors par les tissus centripètes dont j'ai précédemment signalé l'existence dans certains cas. Cette existence n'est pas constante. Sans m'attacher particulièrement, désormais, à ce qui se passe dans la tige jeune, je vais maintenant indiquer quel est, à tous les âges, l'aspect du procambium entre les cordons libéro-ligneux. Je décrirai en même temps ce pseudo-péricycle et la formation des nouveaux cordons libéro-ligneux sur le procambium.

§ III. — Aspect objectif du procambium et du pseudo-péricycle. — Apparition des nouveaux cordons libéro-ligneux dans le procambium chez diverses Nyctaginées et aux différents âges.

Comme j'ai déjà eu l'occasion de le dire, les tissus centrifuges qui naissent du procambium dans l'aire des rayons médullaires sont constitués tout d'abord par du parenchyme. Puis, à une époque variable avec les espèces, le prosenchyme se substitue au parenchyme. Mais la façon dont se fait le recloisonnement procambial reste la même dans les deux cas. Seule l'évolution histologique des éléments qui en proviennent est différente.

Chez les *Oxybaphus* à tiges un peu grêles, tels que *O. floribundus* (fig. 37), le procambium ne produit pas de pseudo-péricycle dans l'intervalle des cordons libéro-ligneux. C'est l'assise superficielle du procambium, assise immédiatement sous-jacente à l'écorce **E c**, qui est le siège du recloisonnement. Ce recloisonnement s'y maintient, et il ne se produit pas vers l'extérieur de tissus centripètes pseudo-péricycliques.

Oxybaphus viscosus se comporte au contraire comme *Mirabilis Jalapa*.

Chez cette dernière espèce, c'est tantôt l'assise sous-corticale, et tantôt l'assise suivante, qui est le siège du recloisonnement procambial. Dans l'exemple représenté fig. 38 c'est manifestement l'assise sous-corticale qui se recloisonne et il n'y a pas de pseudo-péricycle. Le recloisonnement qui passe en arrière du faisceau s'établit de même,

immédiatement sous l'écorce. La moitié droite de la fig. 39 nous offre la même disposition.

Mais, dans la moitié gauche de cette figure, un rang de cellules pseudo-péricycliques (ponctuées) apparaît entre l'écorce et l'assise qui se recloisonne. Dans les jeunes tiges, on voit souvent se succéder ainsi autour de la tige, des régions où le recloisonnement est immédiatement sous-cortical et des régions où une rangée de cellules inactives sépare de l'écorce les cellules recoupées de cloisons récentes. Dans les tiges un peu plus âgées, c'est seulement de loin en loin qu'on voit le recloisonnement se localiser immédiatement sous l'écorce, et, fait intéressant, c'est toujours aux endroits où doit se constituer prochainement un nouveau cordon libéro-ligneux. La distribution très régulière des tissus libéro-ligneux permet en effet de savoir à l'avance, du moins chez l'espèce qui nous occupe, où seraient apparus les nouveaux cordons si la tige avait été abandonnée à son développement naturel. Lorsqu'un cordon libéro-ligneux doit se constituer, le recloisonnement procambial abandonne donc pour l'assise sous-corticale la rangée de cellules immédiatement sous-jacente où il s'était localisé depuis un certain temps.

Chez *Mirabilis Jalapa*, c'est en effet au contact même de l'écorce qu'apparaissent les premiers tubes libériens des cordons périphériques. Tel n'était pas le cas, comme on l'a vu, dans les cordons profonds. Mais, dans les nouveaux cordons eux-mêmes, c'est seulement dans les premiers temps de leur existence qu'on peut observer cette situation tout à fait superficielle des tubes libériens initiaux (n fig. 39). Car, de très bonne heure, ces tubes libériens commencent à élargir leur lumière et à perdre l'épaississement nacré de leur paroi. Et c'est à travers ces éléments mêmes que vient passer un peu plus tard le recloisonnement procambial lorsqu'il se relie de droite à gauche au dos du cordon, tantôt en se réfléchissant nettement autour de lui (fig. 38), tantôt en abandonnant simplement l'ancienne direction pour une voie nouvelle (fig. 40). Ces tubes libériens peuvent avoir alors complètement perdu leur revêtement nacré comme dans le cas figuré fig. 38 (pp) ou en avoir encore conservé des traces bien reconnaissables comme on le voit dans la fig. 40 (pp).

Chez *Oxybaphus floribundus* et *viscosus*, dont il a été question précédemment, et chez *Pisonia nitida*, les premiers tubes libériens des

nouveaux cordons libéro-ligneux apparaissent aussi immédiatement sous l'écorce. Chez cette dernière espèce, le recloisonnement procambial reproduit d'ailleurs la disposition reconnue chez *Mirabilis Jalapa*.

Si au lieu de s'adresser à des parties relativement jeunes on examine des tiges un peu plus âgées de *Mirabilis* et de *Pisonia*, on constate que le nombre des assises pseudo-péricycliques augmente. La zône de recloisonnement, au lieu de passer dans la seconde assise au-dessous de l'écorce, passe alors dans la quatrième ou dans la cinquième. Mais, lorsque doit apparaître un nouveau cordon libéro-ligneux, on voit le recloisonnement s'infléchir localement pour venir passer dans l'assise superficielle. Cette disposition est très nette chez *Mirabilis* dans les tiges d'un centimètre et demi de diamètre. Chez *Pisonia nitida* cette multiplicité des assises pseudo-péricycliques se réalise dans des tiges beaucoup plus minces, et on voit de bonne heure les plus externes de ces cellules se transformer en fibres (fibres pseudo-péricycliques) (fig. 41 f i b). A partir de ce moment, c'est immédiatement au-dessous de ces fibres et non immédiatement au-dessous de l'écorce que vient passer le recloisonnement lors de la formation des nouveaux cordons.

Chez *Boerhaavia viscosa* et chez *Bougainvillea spectabilis* les formations pseudo-péricycliques acquièrent une plus grande importance.

Dans la tige de la première espèce, plusieurs rangées de cellules séparent l'assise qui se recloisonne de l'écorce. Mais, si on suit cette zône d'un cordon libéro-ligneux à l'autre (fig. 42), on constate fort souvent qu'à mi-distance des cordons voisins existe une région étroite (zône ponctuée) où la zône de recloisonnement confine immédiatement à l'écorce. C'est là que se forment ensuite les nouveaux cordons. Leurs tubes libériens externes sont directement au contact de l'écorce.

Chez *Bougainvillea spectabilis* le recloisonnement procambial est, au début, contigu à l'écorce (V. fig. 36). Les nouveaux cordons prennent donc naissance dans cette assise, mais on ne voit jamais cependant les premiers tubes nacrés confiner à l'écorce, car l'élément procambial le plus externe devient pseudo-péricyclique comme dans les cordons libéro-ligneux profonds des *Mirabilis*.

Dans les tiges plus âgées de la même espèce, deux ou trois cellules pseudo-péricycliques s'interposent entre l'écorce et la zône de recloi-

sonnement procambial. Les plus externes se transforment en fibres (**fib. p p.** fig. 43). De loin en loin, on voit une cloison apparaître dans les éléments parenchymateux qui confinent immédiatement à ces fibres (fig. 43, **a**). De même que dans les espèces précédentes, cette cloison annonce la formation en cet endroit d'un cordon libéro-ligneux. Mais ce n'est que beaucoup plus tard qu'apparaissent, au-dessous d'éléments qui restent pseudo-péricycliques et se recloisonnent, les premiers tubes libériens (fig. 43 **b**). C'est d'ailleurs au contact même des fibres que s'établit le recloisonnement procambial lorsqu'il passe au dos d'un cordon préexistant. (V. fig. 43 **c**).

CHAPITRE IX

Développement graduel et structure générale du système libéro-ligneux caulinaire.

Sommaire. — I. Direction (ascendante ou descendante) de la différenciation libéro-ligneuse. — II. Accroissement des cordons libéro-ligneux : *a* par expansion marginale, *b* par émission de rameaux d'accroissement. — III. Réseau anastomotique nodal des *Mirabilis* etc. et anastomoses interfasciculaires. — IV. Déplacements latéraux des cordons au cours de leur descente dans la tige.

---

§ I. — Direction (ascendante ou descendante) de la différenciation libéro-ligneuse.

Dans la tige, on ne voit jamais apparaître de nouveaux cordons libéro-ligneux que sur le procambium annulaire périphérique. La situation des cordons dans la tige adulte indique donc à chaque niveau la situation même qu'occupait le procambium à l'époque de leur apparition. Les cordons deviennent d'autant plus externes qu'ils descendent plus bas, conséquence, à la fois, de leur différenciation descendante et de l'émigration centrifuge du procambium dans les parties âgées de la tige.

En raison de la brièveté des entre-nœuds aux premiers âges de la tige, il est difficile de constater avec certitude, par l'observation directe, si les cordons *profonds* se développent de bas en haut ou de haut en bas.

Mais si on étudie dans une tige un peu plus âgée les cordons alors en voie de développement, et qu'on les suive sur une certaine étendue verticale, on les voit se terminer en pointe libre, vers le bas, au sein du procambium annulaire.

Si on s'adresse à des cordons faciles à reconnaître aux différents âges de la tige, on les trouve d'autant plus étendus vers le bas que leur apparition dans la tige remonte à une époque plus éloignée.

Je crois donc pouvoir dire que la différenciation des cordons libéro-ligneux est, en général, descendante. Mais il est fort possible que la localisation de l'accroissement intercalaire le long des entre-nœuds donne lieu parfois à une apparence inverse. Ainsi s'expliquerait l'observation de NÆGELI, qui a vu les cordons libéro-ligneux externes de *Bougainvillea spectabilis* se développer de bas en haut.

§ II. — Accroissement des cordons libéro-ligneux.

a. PAR EXPANSION MARGINALE.

Dans la tige comme dans la feuille, on voit fort souvent plusieurs cordons libéro-ligneux s'associer par juxtaposition au cours de leur trajet descendant. Si on envisage séparément le plus ancien de ces cordons, celui qui peut être considéré comme le noyau primitif du système, on peut dire qu'il s'accroît à un certain niveau des éléments libéro-ligneux que lui apportent les autres cordons. C'est là un véritable *accroissement marginal par juxtaposition de parties nouvelles,* semblable à celui que nous ont offert les cordons libéro-ligneux de la feuille.

b. PAR ÉMISSION DE RAMEAUX D'ACCROISSEMENT.

Ici encore, lorsqu'on suit vers le bas, sur une certaine étendue, les larges cordons ainsi constitués, on voit, à un certain niveau, *l'émission de rameaux d'accroissement* se substituer au mode d'accroissement primitif par juxtaposition immédiate d'éléments marginaux jeunes. Un rayon médullaire apparaît alors, à une certaine hauteur, entre le massif principal et un groupe plus ou moins important de tissus libéro-ligneux marginaux. Au dessous de ce point, deux cordons distincts font suite au système cohérent qui existait jusque-là.

Les rameaux d'accroissement, formés à chaque niveau plus tard que le tronc libéro-ligneux principal, deviennent, dès leur séparation, plus externes que celui-ci. Car, dans le laps de temps qui s'est écoulé entre l'apparition des uns et des autres, le procambium a émigré plus ou moins vers l'extérieur et c'est, comme nous l'avons vu, toujours sur ce procambium qu'apparaissent les nouveaux cordons.

D'ailleurs, lorsqu'on suit un cordon libéro-ligneux sur une certaine étendue, on constate, en général, que l'émission des rameaux d'accroissement se substitue à l'élargissement simple du cordon, aux niveaux précisément où le diamètre de la tige augmente brusquement, et, d'une manière plus générale, aux niveaux où l'émigration centrifuge du procambium a dû être particulièrement rapide.

A chaque niveau, en effet, les cordons perdent la faculté de s'élargir marginalement dès qu'ils se trouvent un peu distants du procambium, et les éléments nouveaux qui pourraient avoir encore à se former doivent nécessairement se transformer en rameaux d'accroissement. Lorsque l'expansion marginale des cordons persiste un peu plus longtemps que d'habitude, elle se fait souvent suivant le trajet enveloppant du recloisonnement procambial tel que le représente la fig. 38. Et c'est ainsi que prennent naissance les cordons à bois nettement enveloppant si fréquents chez les *Nyctaginées*, très répandus en particulier chez *Bougainvillea spectabilis*. Parfois même, la tendance enveloppante du bois aboutit à la formation d'un petit cordon inverse adossé au liber (V. fig. 45 chez une *Mirabilis*). Il est intéressant de comparer ces formations aux faisceaux centriques de *Phytolacca dioïca* (V. Kruch 32).

C'est encore suivant ce parcours enveloppant que se maintient le recloisonnement procambial aux niveaux où se constituent par la suite les rameaux d'accroissement. La fig. 44 montre quel est, au début, l'aspect de la région nodale en arrière des cordons profonds de *Mirabilis Jalapa*. A l'âge adulte, un grand nombre de cordons obliques, qui sont des rameaux d'accroissement, apparaissent suivant la zône de recloisonnement presque fermée en boucle qui existe en arrière des cordons. Un pointillé précise son parcours sur la fig. 44.

Chez *Abronia umbellata* où les cordons qui occupent cette même situation sont beaucoup plus larges, les deux branches de cette zône recloisonnée v ne se rejoignent pas en arrière du cordon, de sorte que

les rameaux d'accroissement, au lieu de converger des deux côtés directement derrière lui, prennent place sur le procambium annulaire, derrière lui encore, mais latéralement.

§ III. — Réseau anastomotique nodal des *Mirabilis* etc. et anastomoses interfasciculaires.

En raison des brusques changements de volume qui surviennent aux nœuds chez certaines espèces, c'est en cet endroit que se localise souvent l'émission des rameaux d'accroissement. Ainsi prend naissance un réseau compliqué d'anastomoses entre les cordons situés aux diverses profondeurs. Le fait est très accentué chez *Mirabilis Jalapa* et *Oxybaphus viscosus* où il n'existe pas dans les entre-nœuds d'anastomoses interfasciculaires, du moins jusqu'à un certain âge. Chez *Boerhaavia viscosa*, leur localisation aux nœuds est moins exacte. Chez les espèces à nœuds peu renflés comme *Pisonia nitida* et *Bougainvillea spectabilis*, elle s'efface tout-à-fait dès que le développement graduel de la tige a régularisé son diamètre aux divers niveaux.

Chez *Mirabilis Jalapa,* les cordons libéro-ligneux forment, aux nœuds mêmes, un plus grand nombre de séries concentriques qu'à l'entre-nœud supérieur et à l'entre-nœud inférieur. Il y a donc, localement, une dispersion très accentuée des tissus libéro-ligneux, due précisément à la formation des rameaux d'accroissement. Mais il ne faudrait pas croire *qu'au dessous* du nœud les cordons localement ramifiés se reforment avec la composition même qu'ils pouvaient avoir *au-dessus*. Comme je l'ai déjà dit, ces cordons n'ont aucune individualité anatomique, bien que chaque courant libéro-ligneux descendant soit lui-même physiologiquement individualisé. D'un niveau à l'autre s'établissent, par suite de simples déplacements latéraux, des associations qui sont dues à de simples rapports de contiguité, et les systèmes de cordons qui se reforment au dessous du nœud comprennent les fascicules quelconques qui se trouvent être suffisamment voisins pour fusionner ensemble.

De même, lorsque, au cours d'un entre-nœud, les cordons libéro-ligneux offrent des déplacements latéraux d'une certaine étendue, il n'est pas rare de les voir s'associer successivement à plusieurs cordons différents. *Pisonia nitida* en offre de nombreux exemples.

§ IV. — Déplacements latéraux des cordons au cours de leur descente dans la tige.

En ce qui concerne ces déplacements latéraux, je crois, comme l'enseigne la *Théorie du mériphyte,* qu'ils sont dus généralement aux obstacles qu'apportent à la course verticale des cordons nouveaux les cordons déjà existants. Mais il me paraît également certain que les formations libéro-ligneuses tendent, d'elles-mêmes, à réaliser dans la tige un ensemble à peu près symétrique, et certains déplacements latéraux me semblent difficiles à expliquer autrement.

Le diamètre de la tige s'accroissant graduellement, il peut exister dans le jeune âge certaines causes de déviation qui n'existent plus à une époque plus tardive. C'est ainsi que, au début, la présence aux nœuds des cordons foliaires rentrants occasionne, dans la course des autres cordons, une déviation très importante pour l'architecture générale de la tige. Plus tard, au contraire, la rentrée foliaire ne crée plus dans le système libéro-ligneux caulinaire qu'une brèche peu importante, et, en tant qu'il s'agit des couronnes périphériques, le rejet latéral des cordons n'est plus qu'un accident tout local.

CHAPITRE X

Type de décours des faisceaux foliaires dans la tige. — Développement de la trace foliaire.

Sommaire. — I. Type de décours des faisceaux foliaires chez les Nyctaginées. — Plissement de l'arc foliaire à la rentrée de la trace. — II. Développement de la trace foliaire. Mode de complication du système libéro-ligneux foliaire. — III. Signification anatomique du *type de décours*. — IV. Les traces raméales.

---

§ I. — Type de décours des faisceaux foliaires chez les Nyctaginées. — Plissement de l'arc foliaire à la rentrée de la trace.

J'adopte ici en la francisant l'expression employée par M. Cam. Acqua (1) dans un remarquable travail sur le système libéro-ligneux foliaire et diverses particularités du parcours des faisceaux, spécialement le *décours* des faisceaux foliaires dans la tige.

Chez les *Nyctaginées*, la trace foliaire maxima normale, c'est-à-dire la trace des feuilles complètement et normalement développées, comprend deux séries de cordons régulièrement alternes d'un rang à l'autre, *trois cordons profonds* qui font partie de la couronne libéro-ligneuse la plus interne, *quatre cordons superficiels* qui font partie de la seconde couronne. (V. fig. 60 **m l int col**).

Tel est le type réalisé à peu près constamment chez les *Mirabilis* et *Oxybaphus*. Chez d'autres espèces, telles que *Pisonia nitida* et *Bougainvillea spectabilis*, un certain nombre de traces *moindres* s'entre-

mêlent aux traces *complètes*. Le premier degré de réduction est marqué par la disparition des cordons externes intermédiaires (**int** fig. 60). Les traces plus réduites encore n'ont plus que les trois cordons profonds (**m** et **l**). Enfin, lorsque la feuille a subi un arrêt de développement plus complet, les éléments libéro-ligneux profonds ne forment plus qu'un seul cordon, exceptionnellement deux dont l'un médian.

Chez *Abronia umbellata* et *Boerhaavia viscosa*, on observe une variante à cette disposition, chacun des cordons de la rangée externe pouvant être remplacé par un groupe de deux ou trois cordons plus grêles.

J'indiquerai par la suite ce que deviennent dans la tige, chez les diverses espèces, les cordons profonds et superficiels de la trace foliaire.

Du côté de la feuille, tous se rassemblent à l'insertion même de l'appendice pour former l'arc libéro-ligneux simple et continu que nous ont offert toutes les espèces à la base de leur pétiole. Si à partir de ce niveau on suit les tissus libéro-ligneux de haut en bas, on voit cet arc se fragmenter au moment de passer dans la tige. Trois groupes d'éléments deviennent profonds. Les quatre autres, régulièrement intercalés aux premiers, restent superficiels (V. fig. 58, 59, 60). On peut donc dire que l'arc libéro-ligneux continu du pétiole se continue dans la tige *en se plissant* suivant la forme indiquée par la ligne ponctuée de la fig. 60. Le plissement a pour conséquence un allongement considérable de cet arc et il en résulte une disjonction des groupes vasculaires qui l'occupaient entièrement plus haut.

Le type de décours des faisceaux foliaires chez les Nyctaginées répond donc à un plissement de l'arc foliaire en lacet plus ou moins régulier.

Mais l'étude du développement de la trace permet d'interpréter autrement ce même type de décours, sans que la notion même du plissement de l'arc perde d'ailleurs rien de sa valeur figurative.

Dans la tige très jeune, la trace foliaire ne comprend que trois cordons qui sont les trois cordons profonds **m l**. Le médian est celui qui apparaît le premier. Les latéraux ne se forment qu'ensuite. Ces trois cordons sont donc, dans le système proposé par M. Lignier (39), des cordons *principaux*.

A cette époque il n'existe dans le pétiole que trois cordons. Les

cordons de la tige se continuent directement vers le haut avec ces trois cordons pétiolaires.

Plus tard les trois cordons pétiolaires offrent *à la base du pétiole* un accroissement marginal considérable dû :

1° aux rameaux d'accroissement tels que **l l** fig. 57 qui redeviennent cohérents avec le cordon primitif.

2° aux tissus libéro-ligneux jusque-là répartis sur l'arc ventral et qui viennent prendre place sur les différentes parties de l'arc dorsal en s'ajoutant marginalement aux cordons préexistants. (**h i j k**, fig. 53 à 58).

L'arc libéro-ligneux continu qui existe à la partie inférieure du pétiole se forme ainsi par cohérence des trois cordons primitifs graduellement élargis.

Plus bas, au contraire, dans la tige même, les trois cordons primitifs, après s'être un certain temps accrus marginalement, émettent des rameaux d'accroissement, *qui sont les quatre cordons externes*. Leur situation externe est due, comme d'ordinaire, à l'émigration graduelle du procambium entre l'époque à laquelle sont apparus les cordons profonds et celle de la formation des rameaux d'accroissement.

Comme on le voit ce *type de décours* n'est qu'un cas particulier du développement normal des tissus libéro-ligneux chez les *Nyctaginées*.

Lorsqu'une portion notable des tissus libéro-ligneux de l'arc ventral *s'intercale* à la base du pétiole aux cordons de l'arc dorsal (**h i** fig. 55, 56, 57) les cordons externes intermédiaires (**int** fig. 60) sont relativement volumineux (*Abronia, Boerhaavia, Mirabilis, Oxybaphus* souvent *Bougainvillea* et *Pisonia*). Lorsqu'il en est autrement, ces cordons, réduits aux fascicules tels que **l l** fig. 56, 57, sont très grêles ou manquent. Le fait n'est pas rare chez *Pisonia* et *Bougainvillea*.

§ III. — Signification anatomique du *type de décours*.

Enfin, ce qui montre bien que les cordons foliaires externes **int col** doivent être considérés comme de simples rameaux d'accroissement de **m** et de **l**, c'est qu'il n'est pas rare de ne les voir se détacher de **m** et de **l** qu'assez bas sur l'entrenœud, lorsque la rentrée de la trace est depuis longtemps achevée. Et le fait s'observe surtout, chez les espèces précisément où l'émission des rameaux d'accroissement

ordinaires n'est pas elle-même exactement limitée à la région des nœuds, par exemple chez *Pisonia nitida, Bougainvillea spectabilis, Boerhaavia viscosa.*

La façon dont s'effectue la rentrée de la trace résulte donc naturellement du mode d'accroissement des cordons libéro-ligneux, et, en général, du mode de complication du système libéro-ligneux caulinaire et foliaire. C'est ce qui fait l'importance de cette notion « *du type de décours* ». On sait qu'il existe de même dans la feuille une région où la disposition des cordons libéro-ligneux dans le système médian a une valeur significative particulière et les coupes qui montrent *le type de décours* sont à cet égard comparables aux coupes faites *à la caractéristique* suivant la méthode de M. Petit.

§ IV. — Les traces raméales.

Les cordons libéro-ligneux qui descendent des rameaux axillaires forment toujours à leur entrée dans la tige deux groupes distincts séparés par la trace de feuille axillante qui rentre elle-même dans la tige.

Suivant l'époque à laquelle se constitue la trace raméale, les cordons raméaux les plus anciens prennent place dans la tige à des profondeurs variables, leur situation correspondant toujours à celle des cordons caulinaires dont la formation est contemporaine de la leur. Il n'est pas rare de voir les cordons raméaux profonds contribuer à la constitution de la couronne libéro-ligneuse la plus interne.

Chaque trace raméale comprend, en outre, des cordons externes qui n'apparaissent que plus tard et qui sont de véritables *rameaux d'accroissement.*

CHAPITRE XI

Origine supérieure des divers cordons libéro-ligneux de la tige et parcours vertical de ces cordons.

Sommaire. — I. Données générales. — II. Etude spéciale de quelques tiges : *a*. Abronia umbellata, *b*. Boerhaavia viscosa, *c*. Mirabilis Jalapa, *d*. Pisonia nitida, *e*. Pisonia aculeata, *f*. Bougainvillea spectabilis.

§ I. — Données générales

Il résulte de ce qui précède que la couronne libéro-ligneuse profonde et celle qui lui fait suite sont formées, en partie du moins, par les cordons foliaires rentrés au nœud immédiatement supérieur.

Les autres couronnes représentent toujours la continuation vers le bas des cordons qui forment plus haut les deux couronnes profondes. Le passage de ces cordons d'un plan à l'autre se fait suivant le cas de diverses façons.

Quelquefois *(Pisonia, Bougainvillea)* on voit certains cordons profonds devenir peu à peu plus externes à mesure qu'on les suit plus loin vers le bas de la tige et passer ainsi tout entiers d'une couronne à l'autre.

Plus fréquemment, les cordons profonds émettent à divers niveaux des rameaux d'accroissement qui, seuls, deviennent à ce moment plus externes, tandis que le tronc principal demeure provisoirement

profond. Plus bas, ce dernier s'annexe à un autre cordon, profond lui aussi, mais plus ancien, et *contribue à son accroissement marginal.* Lorsqu'ensuite ce dernier cordon émet à son tour un rameau d'accroissement, les éléments *marginaux* dont on vient de voir la provenance sont employés à la formation de ce rameau. Peu à peu, par fascicules successifs, toutes les portions des cordons libéro-ligneux profonds passent donc en définitive dans les couronnes périphériques.

Devenus plus externes, les courants libéro-ligneux continuent de passer par les mêmes vicissitudes qu'ils avaient traversées dans les régions profondes. Lorsqu'on les suit assez loin vers le bas, on les voit enfin se terminer sur l'anneau procambial même sous forme d'un cordon naissant. Parfois cependant les courants libéro-ligneux s'épuisent assez rapidement à mesure qu'ils descendent. On les voit quelquefois se terminer en pointe libre avant d'avoir abandonné le tissu médulloïde central *(Pisonia nitida).* Mais ce n'est jamais là qu'un fait tout accidentel. — D'autres fois *(Pisonia aculeata)* il existe dans la tige des cordons qui, sans grossir notablement d'un entrenœud à l'autre, reçoivent tout le long de leurs parcours un grand nombre de courants libéro-ligneux d'origine diverse sans jamais émettre aucun rameau d'accroissement. Il y a donc ici épuisement graduel vers le bas des courants libéro-ligneux associés.

§ II. — Etude spéciale de quelques tiges.

a. ABRONIA UMBELLATA LAM.

Chez *Abronia umbellata,* l'arc libéro-ligneux continu qui occupe la partie inférieure du pétiole se continue dans la tige par *trois cordons profonds*, dont un médian, et par *quatre groupes de cordons externes* qui alternent régulièrement au début, avec les cordons profonds. (V. fig. 80 **3 m, 3 l, 3 int, 3 col**). Chaque groupe de cordons externes comprend deux ou trois fascicules qui se détache successivement, les uns au dessous des autres, des deux bords du cordon médian et des bords externes des cordons latéraux à leur entrée dans la tige, quelquefois aussi, mais rarement, un peu plus bas sur l'entrenœud. Parfois aussi, l'un de ces groupes externes peut être remplacé par un cordon unique. Assez souvent d'ailleurs, on observe, au cours de l'entrenœud, la

réunion en un cordon unique des fascicules libéro-ligneux voisins appartenant à un même groupe de cordons externes. De même, on voit souvent s'associer en un tronc unique, au dessous des nœuds, 1° les cordons externes collatéraux de la trace, 2° les cordons raméaux externes, 3° les rameaux d'accroissement des gros cordons caulinaires.

Les cordons *externes* de la trace foliaire descendent dans la tige verticalement au dessous de leur point de pénétration. Il n'en est pas de même des cordons *latéraux profonds* qui commencent bientôt à dévier vers leurs homologues de la trace foliaire opposée. Le cordon *médian* dévie bientôt à son tour, soit à droite, soit à gauche, et, à un niveau très variable de l'entrenœud, finit en général, mais non toujours, par fusionner avec l'un des cordons latéraux.

Les *cordons foliaires profonds* abandonnent donc, au dessous de leur rentrée, la partie de la tige qui répond à l'insertion même de la feuille d'où ils proviennent. (V. fig. 91).

Entre les cordons latéraux des deux traces foliaires opposées s'interposent, 1° les cordons profonds des quatre demi traces raméales, lorsque ces traces se développent suffisamment tôt (**3 R** fig. 80), 2° un cordon libéro-ligneux qui descend de l'entrenœud supérieur dans le plan perpendiculaire à celui où s'est effectué la rentrée des deux traces foliaires (groupes de cordons **2 m**, etc., fig. 80).

Comme le montre la fig. 78, tous ces cordons tendent à devenir cohérents et à former sur les sections transversales deux volumineux massifs à droite et à gauche du plan de rentrée de ces traces.

Du côté gauche de la figure, le bourgeon axillaire n'avait pas contribué à la formation des cordons profonds et n'a donné que des cordons superficiels **1 r**. Du côté droit, au contraire, les cordons profonds **1 R** proviennent du rameau axillaire. Les cordons **1 m 1 l** sont les cordons profonds des traces foliaires rentrantes. — **1 int** sont les cordons externes *intermédiaires* (situés primitivement entre **1 l** et **1 m**).— Les cordons **1 col** sont les cordons externes *collatéraux* de la trace, les plus marginaux de tous. — Les cordons marqués **H** et **G** descendent de l'entrenœud supérieur. A la rentrée de la trace ils ont émis les rameaux d'accroissement **h** et **g**.

Suivant les circonstances on voit la coalescence de ces cordons se faire dans un ordre un peu différent. Tantôt les cordons **R** s'unissent

d'abord à **1**, tantôt c'est aux cordons homologues de **H**. Ces variations n'ont aucune importance.

Les feuilles étant opposées, les deux larges cordons libéro-ligneux ainsi constitués descendent dans le plan précisément où s'insèrera au bas de l'entrenœud la paire de feuilles suivante. Arrivés au nœud, ces deux cordons se brisent par le milieu, et les deux moitiés s'écartent pour venir former dans le plan perpendiculaire deux cordons dont se détachent, au nœud même, des rameaux d'accroissement externes qui correspondent à peu près aux tissus libéro-ligneux renfermés primitivement dans les cordons **G** et **H**. (V. fig. 79). Au contraire, les cordons **1 m** et **1 l** des deux traces continuent leur descente et c'est autour de ces cordons que viennent se grouper les cordons profonds **2 m** et **2 l** de la nouvelle paire de traces foliaires (V. fig. 79). Ils occupent maintenant une situation exactement comparable à celle des cordons **G** et **H** au nœud précédent. En effet **G** et **H** ne sont autre chose que les cordons profonds **m** et **l** de la trace immédiatement supérieure à la trace **1**, c'est-à-dire de la trace **o**.

Les lettres indiquent la situation des nouveaux cordons foliaires rentrés.

Enfin la troisième section (V. fig. 80) est faite, au nœud suivant, au niveau même de la rentrée foliaire. Les cordons profonds, fortement convexes vers le centre de la tige, détachent de chacun de leurs bords des rameaux d'accroissement. En particulier les cordons profonds de la trace **1** (**1 m** et **1 l**) se séparent à ce niveau des cordons profonds de la trace **2** pour devenir externes.

Les lettres indiquent la situation des nouveaux cordons foliaires rentrants qui sont ceux de la trace **3**. Comme on le voit les divers cordons externes se groupent, à chaque entrenœud, en arrière des gros cordons profonds. Au cours de ce déplacement, ils s'anastomosent et fusionnent partiellement de façons très variables. D'ailleurs l'épuisement des courants libéro-ligneux au cours de leur descente est manifeste. Les rameaux externes sont manifestement moins volumineux que les cordons profonds qu'ils continuent.

Le tracé schématique de la fig. 91 représente en parcours vertical ce qu'il y a d'a peu près constant dans les faits précédemment décrits. Il résume la marche des cordons profonds, que j'ai terminés par des flèches au niveau où ils deviennent plus externes.

b. BOERHAAVIA VISCOSA LAG. et RODR.

Chez cette espèce, les cordons foliaires externes sont parfois multiples, comme c'était le cas ordinaire chez *Abronia umbellata*. Généralement cependant, il n'existe que quatre cordons externes, qui, à la rentrée de la trace, alternent régulièrement avec les trois cordons profonds. (V. fig. 82, partie supérieure de la figure).

Au cours de l'entrenœud, ces derniers fusionnent plus ou moins largement entre eux ou avec les cordons profonds voisins. Parfois il se constitue un seul et large cordon qui représente les trois cordons associés. Plus souvent, l'un des cordons latéraux devient cohérent avec un cordon étranger à la trace (tel que **G** ou **H**, fig. 81), pendant que les deux autres, eux-mêmes libres ou associés, demeurent dans le plan d'insertion de la feuille.

Dans le plan perpendiculaire à celui-ci existe, de chaque côté, un cordon profond (**G H**, fig. 81-83) ou un petit nombre de cordons distincts, formés par des courants libéro-ligneux venus des rameaux axillaires ou de l'entrenœud supérieur. L'ensemble de la tige représente une couronne discontinue de cordons *larges*. (V. fig. 81-83).

Au nœud suivant rentre dans la tige une nouvelle paire de traces foliaires opposées (**2 m, 2 l, 2 int, 2 col**, fig. 82), qui prennent place à angle droit des deux traces supérieures, dans le plan occupé jusque-là par les cordons **G H** et leurs voisins. Au dessus du nœud, ces cordons s'écartent de leur situation primitive en se portant vers les cordons de la trace **1**. Ce déplacement se fait souvent d'une façon assez asymétrique. C'est ainsi que, dans l'exemple représenté fig. 82, la totalité des cordons du groupe de **H** se porte à gauche, tandis que les cordons **G** se portent à droite. Une très volumineuse trace raméale rentre du côté inférieur de la figure. Les cordons profonds **2 R** de cette trace, ceux des groupes **G** et **H**, et ceux des traces foliaires immédiatement supérieures **1 m, 1 l**, rapprochés les uns des autres à droite et à gauche de la figure, émettent un grand nombre de rameaux d'accroissement, après avoir formé, par leur juxtaposition momentanée, de longues bandes libéro-ligneuses courbes. J'ai indiqué précédemment le mode de formation de ces bandes vasculaires. Lorsqu'elles se sont désagrégées, certains de leurs fragments demeurent souvent isolés sur une

certaine hauteur sous l'aspect de cordons à orientation oblique ou inverse, tels que les cordons **r** (fig. 82 en bas et à gauche) et **2 int** (fig. 82 en bas et à droite).

Les irrégularités signalées précédemment dans la marche des cordons se retrouvent ici. La fig. 83 qui représente la structure de la tige au cours de l'entrenœud suivant montre la disposition définitive qui en résulte.

Dans la moitié supérieure de la figure, la trace raméale **R**, de développement tardif, est passée tout entière au second rang, et le cordon **G** est resté dans la couronne vasculaire profonde. Dans la moitié inférieure de la trace, le rameau a pris une très large part à la formation des cordons profonds, et a produit aussi des rameaux externes importants.

Le cordon **1 l**, qui était réfléchi dans la moitié droite de la figure précédente, est passé au second rang, comme rameau d'accroissement du large cordon courbe **G, 1 l, 1 m, 1 l**, dont il faisait tout d'abord partie. A gauche, le cordon **1 l**, voisin de **H**, l'a également suivi. Les deux autres cordons **1 l** sont demeurés profonds.

Enfin, les cordons externes de la trace **1** et les cordons situés en arrière de **G** et **H** sur la figure 81 contribuent ici à former la seconde et la troisième rangée de cordons. On voit en outre, dans cette figure 82, la situation prise par les cordons de la nouvelle trace **2 m, 2 l, 2 int, 2 col.**

Bien que l'origine supérieure des rameaux d'accroissement émis aux divers niveaux soit très variable, il est néanmoins possible de figurer sur un *parcours vertical* l'existence même de ces rameaux externes sans rien spécifier de leur origine. C'est ce que j'ai cherché à faire en construisant la fig. 92, où la trace foliaire considérée est figurée en traits pleins, tandis que les cordons étrangers sont en ponctué. Au dessous du premier entrenœud, j'ai considéré ces derniers comme greffés sur les cordons foliaires et j'ai maintenu la figuration en traits pleins.

c. MIRABILIS JALAPA L.

La trace foliaire est composée à son entrée dans la tige de sept cordons (V. fig. 60) : trois cordons profonds et quatre cordons externes. Les cordons intermédiaires naissent directement de la dislocation de

l'arc libéro-ligneux continu pétiolaire. Les cordons collatéraux se détachent de la portion marginale du même arc, momentanément réfléchie en arrière à la façon des arcs courbes déjà observés chez *Abronia* et *Boerhaavia*. Ces sept cordons descendent verticalement durant tout un entre-nœud, en conservant la distribution régulièrement alternante qu'ils avaient au nœud d'entrée (V. fig. 84 **1 m, 1 l, 1 int, 1 col**).

Entre les deux traces foliaires opposées qui rentrent à un même nœud existent dans la partie profonde de la tige d'autres cordons qui viennent de l'entrenœud supérieur. Ce sont d'abord les deux cordons **H** plus rapprochés du centre de la tige que ne le sont les cordons profonds de la trace. Très exceptionnellement ils sont dédoublés. Parfois aussi ces cordons **H** sont accompagnés d'un fascicule libéro-ligneux inverse adossé à leur liber (V. fig. 45).

Derrière ces cordons **H** existent deux autres cordons **h**. Plus extérieurement, à droite et à gauche de ces derniers sont deux cordons **t** et **t**. Enfin tout autour de la tige sont régulièrement distribués d'autres cordons qui descendent eux aussi de l'entre-nœud supérieur (V. fig. 84).

Tous ces cordons sont étroits et largement espacés les uns des autres. C'est aux nœuds seulement qu'on voit s'établir entre eux des anastomoses dues à ce que plusieurs deviennent coalescents.

Au nœud en effet, les cordons **H** arrivent précisément au-dessus de la rentrée de deux nouvelles traces foliaires. Ces cordons **H** et leurs satellites **h** se dédoublent alors en deux branches, qui se regardent d'abord par leur bois sans s'éloigner beaucoup, puis s'écartent rapidement. Entre eux rentrent, d'abord, les traces des rameaux axillaires (**R r.** fig. 84). Bientôt celles-ci se brisent elles-mêmes en deux demi traces entre lesquelles s'effectue la rentrée de la trace foliaire axillante (**F 2** fig. 85). Généralement les demi-traces raméales comprennent un cordon assez profond pour prendre place dans la tige sur le même plan que **m l** et les demi-cordons **H**. Ce cordon raméal **R** ainsi que les cordons **l** et **H** se rapprochent alors rapidement des cordons **m**. (V. fig. 85). Entre les uns et les autres apparaît alors un système extrêmement compliqué d'anastomoses qui précède le passage d'une partie d'entre eux à une situation moins profonde. On observe simultanément le passage direct de certains cordons à un plan plus externe et la

coalescence momentanée de certains autres, suivie de près par l'émission de rameaux externes. Ces deux types de parcours obliques (V. Ch. XI, § 1) se substituent ici les uns aux autres avec une irrégularité qui indique clairement combien est artificielle la distinction même que l'on peut faire entre eux.

Les figures 85, 86, 87, 88 montrent, à titre d'exemple, quelle était la marche des courants libéro-ligneux des diverses origines dans la moitié d'une tige encore jeune. Il me paraît inutile de la décrire en détail, les figures étant par elles-mêmes suffisamment explicites. Il me suffira d'attirer l'attention sur quelques-unes des particularités qu'offre ce parcours.

Si on recherche où aboutissent sur la dernière figure les cordons **m l, int d, int g, col g, col d**, etc., de la trace foliaire n° 1 (fig. 84), on constate que les cordons homologues sont loin d'avoir suivi le même trajet dans la moitié droite et la moitié gauche de la figure. Et on constate immédiatement que le volume très inégal des deux traces raméales a été le principal facteur de ces différences.

Le rameau axillaire du côté gauche était en effet beaucoup plus développé que le rameau du côté droit.

Lorsque l'ensemble des tissus libéro-ligneux momentanément associés s'est morcelé pour constituer le système à peu près symétrique que représente la fig. 88, certains courants libéro-ligneux situés plus haut dans la moitié gauche de la trace se sont trouvés rejetés à droite du plan médian, par exemple les cordons **lg intg colg**, devenus en même temps plus externes que leurs homologues de l'autre côté. De même, le cordon **Hg** s'est dédoublé tandis que **Hd** est resté tout entier cohérent à **m**. A gauche, le cordon **R**, constitué de très bonne heure, est devenu profond dans la tige, tandis que toute la trace raméale de droite est passée au second et au troisième plan. La simple inspection de cette figure 88 montre bien que les cordons symétriquement placés sont formés en réalité de courants libéro-ligneux d'origine très différente. Comme j'ai déjà eu l'occasion de le faire remarquer, les cordons foliaires ne sont pas, en effet, chez nos plantes, des organes anatomiques nettement individualisés, ayant un parcours défini. Ce sont seulement des *courants libéro-ligneux*, et ils sont susceptibles d'offrir un trajet très variable suivant les obstacles qu'ils rencontrent et les nécessités

du *tassement* qui s'opère dans la tige entre tous les tissus conducteurs, quelle que soit leur origine.

On peut cependant dire d'une façon générale qu'au système *bisérié* que nous offrait la trace au premier entrenœud de son parcours succède un *système trisérié* qui correspond aux cordons **H h** et **t** de la fig. 84. Les cordons **H** et **h** continuent en général les cordons profonds **m** et **l** du précédent entrenœud. Les cordons externes **int. col.** contribuent souvent à la formation du cordon **h** et sont les parties constituantes essentielles des cordons **t**. Les cordons étrangers à la trace qui étaient situés en arrière de **int. col.** au premier entrenœud contribuent à la formation de nouvelles rangées de cordons en arrière de **t**. C'est là aussi qu'aboutissent, sur les côtés, les cordons situés à l'entrenœud précédent en arrière de **H**, ainsi que les cordons externes des traces raméales. Le mécanisme de cette émigration graduelle vers l'extérieur a été indiqué (ch. XI, § 1).

Malgré les profondes variations qui viennent d'être constatées dans la marche des courants libéro-ligneux des diverses origines, il est possible de figurer schématiquement ce parcours, à la condition d'éliminer systématiquement de cette représentation tout ce qui est sujet à variation. Le fait constant, c'est la constitution au nœud, aux dépens du système libéro-ligneux profond, de rameaux obliques qui deviennent plus externes, tandis que certains courants libéro-ligneux confondus avec eux jusque-là demeurent profonds. Et c'est là seulement ce qu'indique la fig. 93 dans laquelle la trace foliaire considérée est représentée en traits pleins, tandis que les cordons d'autre origine sont indiqués en ponctué. Au-dessous du premier entrenœud, j'ai considéré ces derniers comme annexés aux cordons foliaires et représenté tous les cordons en traits pleins.

d. PISONIA NITIDA DESF.

Dans cette espèce la trace foliaire comprend, à son entrée dans la tige, trois cordons profonds et ordinairement quatre cordons externes qui alternent avec ceux de la série profonde. Mais souvent les cordons externes intermédiaires ne se séparent qu'un peu plus bas des bords du cordon médian. Les cordons profonds latéraux

ne prennent pas part d'ordinaire à leur formation. Parfois ces cordons intermédiaires manquent. (V. fig. 94).

A un niveau variable, mais souvent assez rapproché de leur entrée dans la tige, les trois cordons profonds fusionnent en un seul tronc commun qui est le cordon **F** de fig. 89.

Les cordons externes intermédiaires s'associent de même en arrière de ce cordon **F** en un cordon double **int int.** Mais, fait remarquable, lorsque les cordons intermédiaires manquaient dans la trace, un cordon se constitue cependant en ce même endroit, soit que l'un des cordons collatéraux de la trace émette un rameau erratique qui vient s'y établir, soit que tous les deux émettent un pareil rameau qui vient y fusionner avec son congénère, soit enfin qu'un cordon d'autre origine, étranger à la trace et descendu de l'entrenœud supérieur, vienne prendre la place des cordons absents. D'ailleurs, chez cette espèce, l'aspect des sections est remarquablement symétrique et varie très peu avec la composition pourtant assez inconstante des traces foliaires. Les traces raméales n'offrent pas en général de cordons aussi profonds que **F**. Elles s'annexent latéralement aux cordons **t**.

Le reste de la tige est occupé, entre les deux traces foliaires opposées, par des cordons **H** qui descendent de l'entrenœud supérieur et qui ne sont autre chose que les traces de la paire de feuilles immédiatement supérieure. Les cordons profonds de ces deux traces répondent aux cordons **H** des espéces précédentes. Ils sont eux aussi un peu plus profondément situés dans la tige que les cordons **F**. Derrière ces cordons **H** nous retrouvons ici encore des cordons **h t**. (V. fig. 89)

Enfin tout autour de ces huit cordons se distribuent régulièrement des cordons plus externes dont quatre, situés à mi-distance des cordons **F** et **H**, méritent une attention particulière. Je les désigne de la lettre **Z**.

Les feuilles étant opposées, les cordons **H** descendent dans le plan même où s'effectuera au nœud suivant la rentrée de deux nouvelles traces foliaires. A ce niveau, on voit les cordons **H** se diviser en deux branches qui divergent. Parfois ces branches sont assez inégales et il m'est arrivé de voir la plus faible d'entre elles se terminer en pointe libre dans le parenchyme ambiant.

Les deux cordons qui résultent de cette bifurcation se rapprochent des traces **F**, tout en devenant graduellement plus externes. Pendant qu'ils effectuent ce trajet oblique, les cordons des deux nouvelles traces foliaires s'interposent entre eux. Vers le milieu de l'entrenœud, les deux demi cordons **H** viennent s'associer aux cordons collatéraux voisins **col** des deux traces **F**, pour former les cordons **t** de l'entrenœud considéré. Lorsque les cordons **col** manquent par suite de la réduction de cette trace **F**, les demi cordons **H** s'établissent au point qu'ils auraient occupé, de telle sorte que l'aspect de la section transversale reste le même. Remarquons que la trace **F** est alors dans le second entrenœud de son parcours et qu'au nœud suivant c'est elle qui va s'ouvrir pour laisser entrer dans la tige une nouvelle paire de traces, comme l'a fait au nœud supérieur la trace **H**. On peut, d'ailleurs, suivre cette description sur le schéma fig. 94.

Pendant que les branches de bifurcation des cordons **F** subissent ce déplacement considérable, celles du cordon **int. int.**, ouvert en deux, lui aussi, par la rentrée de la trace, reviennent bientôt derrière elle vers leur situation initiale pour former les cordons qui correspondent, dans l'entrenœud considéré, aux cordons **K** de la fig. 89. Mais, fréquemment aussi, le cordon **int. int.**, sans se bifurquer, se déplace seulement vers la droite ou vers la gauche pour de là venir former l'un des cordons **K**. L'autre cordon **K** n'en apparaît pas moins à sa place ordinaire, soit qu'il émane comme rameau latéral de celui qui s'est déjà constitué, soit qu'il vienne d'un cordon situé de l'autre côté.

Quant au cordon **col** de la trace, il dévie obliquement pour venir constituer le cordon **Z** de l'entrenœud correspondant. Remarquons qu'il renferme les éléments des cordons **H** de l'avant dernier entrenœud c'est-à-dire la partie profonde des traces rentrées quatre nœuds plus haut. Au cours de ce déplacement le cordon prend contact successivement avec plusieurs des cordons situés plus en dehors à mesure qu'il passe devant eux, ce qui donne lieu à la formation d'un système d'anastomoses entre les couronnes libéro-ligneuses successives.

A chaque entrenœud se constituent donc, dans une situation à peu près constante, des cordons homologues à ceux qui sont désignés par des lettres sur la fig. 89. Ils tendent donc à se superposer à peu près exactement d'un entrenœud à l'autre. Lorsque chacun d'eux arrive au-dessus de son congénère plus ancien, il dévie latéralement ou se

bifurque, et, dans un cas comme dans l'autre, devient plus externe. Tantôt il s'annexe momentanément au cordon inférieur pour s'en séparer plus bas comme rameau d'accroissement, tantôt il demeure indépendant. Ainsi se constituent autour des couronnes libéro-ligneuses déjà existantes des couronnes plus externes par suite de la marche constamment oblique des courants libéro-ligneux qui descendent des feuilles supérieures. (**z z** fig. 89).

e. PISONIA ACULEATA L.

Chez cette espèce, la répartition des cordons libéro-ligneux dans la tige rappelle beaucoup celle qui a été décrite chez *Pisonia nitida*. La trace foliaire a également la même composition typique. Il existe cependant une différence importante dans la marche des cordons (V. fig. 95).

Les demi-cordons **H**, après leur séparation, ne se dirigent plus ici vers les cordons de second rang **col**, mais directement vers les cordons profonds **F** comme c'était le cas chez *Mirabilis Jalapa*. Au cours de l'entrenœud, ils fusionnent avec eux. Mais, fait intéressant, aucun rameau d'accroissement externe n'apparaît, à aucun niveau, entre ces cordons profonds et les couronnes extérieures. Ces cordons **F**, à leur tour, se porteront par moitiés, à l'entrenœud suivant, sur les cordons qui auront pris la place occupée primitivement par **H**, et aucun rameau d'accroissement n'apparaîtra ici encore. Les courants libéro-ligneux qui forment les cordons profonds s'épuisent donc peu à peu vers le bas, sans passer dans les régions périphériques. D'ailleurs, malgré cet apport perpétuel d'éléments, les cordons **H** conservent le même volume à tous les niveaux.

Le tracé schématique de la fig. 95 représente en parcours vertical cette disposition

f. BOUGAINVILLEA SPECTABILIS WILLD.

Chez toutes les espèces étudiées précédemment les feuilles étaient opposées. Chez *Bougainvillea spectabilis*, elles sont au contraire spiralées, suivant un cycle assez variable d'un niveau à un autre.

D'où une distribution beaucoup moins symétrique des cordons dans la tige.

La trace foliaire comprend en général trois cordons profonds et quatre cordons externes. Mais, comme le montre le tracé schématique de la fig. 96, les traces *moindres*, c'est-à-dire les traces auxquelles manquent des cordons, ne sont pas rares le long de la tige. (V. à cet égard Ch. X-1).

Ce même schéma montre quelle était sur une hauteur de dix entrenœuds consécutifs, la course des cordons *profonds* dans l'un des échantillons étudiés. Les cordons interrompus *vers le bas* sont des cordons qui, au niveau considéré, abandonnent la région profonde de la tige pour une région plus superficielle. On voit que certains cordons foliaires profonds passent directement dans les couronnes libéro-ligneuses externes après un parcours plus ou moins étendu dans la zône profonde; tels sont les cordons 1 du côté gauche de la trace **III** et de la trace **VII**. Mais, en général, les cordons foliaires, au cours de leur descente, viennent d'abord s'annexer à un cordon plus ancien, c'est-à-dire appartenant à une trace moins élevée sur la tige, et ils s'en séparent ensuite comme rameau d'accroissement externe de ce cordon. Il est bien évident, d'ailleurs, que cette coalescence momentanée est un simple *accident de parcours* dû à ce que l'abondance des tissus vasculaires les oblige en certains points à se rapprocher en cordons compacts.

En général, c'est au voisinage immédiat des cordons foliaires rentrants que les cordons profonds émettent des rameaux d'accroissement, et ceux-ci s'associent souvent aux *cordons externes collatéraux* de ces traces. C'est ce qui arrive par exemple au nœud **IV** pour le *collatéral droit*, au nœud **VII** pour le *collatéral gauche*.

Si on envisage isolément le parcours des cordons de chaque trace foliaire, on constate immédiatement que ce parcours varie beaucoup de l'une à l'autre. Presque partout on peut deviner à l'inspection du schéma fig. 96 quelle est la circonstance toute locale qui a déterminé, à chaque niveau, les accidents de parcours que l'on constate.

C'est ainsi que la trace **IV**, superposée à la trace **VI**, et la trace **V** superposée à la trace **VII** subissent de ce fait même une très large dispersion de leurs cordons, les uns passant à droite de la trace sous-jacente, et les autres à gauche. Au contraire, la trace **II** descend

en deux troncs voisins entre la trace **IV** et la trace **III**. Les cordons de la trace **I** finissent par se réunir tous en un tronc unique à gauche de la trace **IV**. Il en est de même pour la trace **VIII**. Mais cette condensation de tous les cordons foliaires n'est que partielle pour la trace **VII**, parce que l'un d'entre eux passe directement à un plan plus externe avant d'avoir pris contact avec ses congénères. Comme nous l'avons vu, cette circonstance peut être due à une émigration particulièrement rapide du procambium vers l'extérieur, sur le diamètre occupé par ce cordon, et c'est là un accident de croissance tout local.

La figure 90 représente une section transversale correspondant à la partie inférieure du schéma précédent. Les lettres indiquent l'origine supérieure des cordons, leur signification est déjà connue. La ligne sinueuse qui entoure les cordons profonds est la limite interne de la zône scléreuse dans laquelle sont plongés les cordons périphériques.

CHAPITRE XII

Conclusions.

Chez les *Nyctaginées*, le procambium offre, dès le début, la structure régulièrement sériée d'un cambium secondaire. Il apparaît sur la section transversale des tiges et des feuilles sous forme de larges zônes qui, dans la tige, se relient en une couronne complète. Ces zônes procambiales sont au début très minces : une seule rangée de cellules du tissu originel suffit en effet à produire, par voie de recloisonnement parallèle, toute leur épaisseur.

Souvent (tiges, quelques feuilles) ces zônes procambiales ne tardent pas à offrir, en certains points, un appauvrissement du recloisonnement formateur et ainsi se constituent des rayons médullaires dans lesquels n'apparaît provisoirement aucun élément libéro-ligneux. Entre ces rayons, le recloisonnement est, au contraire, abondant et il s'y forme des *cordons procambiaux* que la zône de recloisonnement traverse suivant leur plan moyen. Le recloisonnement se maintient en ce même plan après l'apparition des trachées et des tubes libériens et constitue dès lors le cambium interlibéro-ligneux, qui n'est manifestement rien autre chose que le recloisonnement procambial primitif, persistant en son siège initial.

Dans les feuilles, les rayons médullaires se forment généralement suivant un mode différent. Les zônes procambiales sont, à l'origine, envahies dans toute leur étendue par la différenciation libéro-ligneuse. Mais l'apparition des trachées et des tubes libériens se localise ensuite en certains points et plusieurs cordons distincts, séparés par des rayons médullaires, résultent finalement de la dissociation du système cohérent primitif.

Il n'y a jamais de péricycle. Le procambium, au début, confine immédiatement à l'écorce. Mais il existe souvent un pseudo-péricycle dont l'origine est fréquemment complexe.

Le pseudo-péricycle peut dériver directement du procambium. *Au dos des cordons libéro-ligneux*, il est alors constitué par quelques éléments procambiaux qui échappent à la différenciation libérienne et demeurent interposés entre les éléments libériens externes et l'écorce. *Dans les rayons médullaires,* il dérive de quelques éléments procambiaux situés entre l'écorce et l'assise du procambium où se maintient le recloisonnement générateur. Ce pseudo-péricycle devient souvent fibreux à partir d'une certaine époque et s'épaissit aux dépens du procambium voisin.

Souvent aussi, ce pseudo-péricycle procambial fait défaut. Dans les rayons médullaires, le recloisonnement générateur du procambium se maintient alors au contact même de l'écorce et c'est aussi au contact de l'écorce qu'apparaissent alors les tubes libériens externes des cordons libéro-ligneux. Mais il apparaît ensuite au dos de ces cordons un pseudo-péricycle d'origine libérienne qui résulte d'une transformation des éléments libériens externes (élargissement de la cavité et perte de l'épaississement nacré).

Suivant les espèces et, dans une même espèce, suivant les âges, le pseudo-péricycle procambial peut être plus ou moins développé ou faire défaut. L'activité plus ou moins grande de la végétation semble avoir une importance prépondérante à cet égard, en déterminant une production plus ou moins abondante d'éléments procambiaux.

La partie principale du système procambial de la feuille est constituée par un arc dorsal de formation très précoce, plus tard fermé par un segment ventral à peu près droit. Les étages successifs de ce système procambial principal ne se superposent pas exactement à

tous les niveaux de la nervure médiane. Tandis que l'arc dorsal des étages supérieurs se continue directement par l'arc dorsal des étages inférieurs, le segment ventral des parties les plus élevées se continue dans l'aire des arcs procambiaux inférieurs par une *nappe procambiale libre*, à différenciation descendante (V. fig. 24). De même, les arcs procambiaux qui forment les nervures latérales se continuent parfois, mais en partie seulement, par des *nappes procambiales libres descendantes*, situées dans l'aire de la nervure médiane. Dans un cas comme dans l'autre, sur ces nappes procambiales libres se continuent les cordons qui proviennent des étages supérieurs de la feuille avec l'orientation qu'ils avaient plus haut sur ces mêmes nappes.

Dans la tige, le procambium qui a produit les cordons libéro-ligneux profonds donne bientôt naissance, par sa face interne, dans les rayons médullaires, à un abondant parenchyme médulloïde, et plus tard à du prosenchyme. L'épaisseur même de ces tissus donne lieu dans l'intervalle des cordons libéro-ligneux, à une émigration apparente du procambium vers l'extérieur de la tige. Envisagé dans son ensemble, le procambium annulaire primitif se plisse donc et apparaît désormais comme formé d'une série d'anses alternativement convexes et concaves vers le centre de la tige. Ces anses concaves (**a a** fig. 99 **A — F F** fig. 100) sont l'origine de la zône de recloisonnement considérée à tort, dans la tige des Nyctaginées, comme un *cambium extrafasciculaire*, une *zône génératrice secondaire surnuméraire*, etc. Cette zône de recloisonnement est le procambium même, et les cordons libéro-ligneux auxquels il donne naissance ne sont pas des *faisceaux secondaires* mais des cordons *primaires tardifs*.

La mise en continuité des anses concaves successives du procambium se fait, suivant les cas, de deux manières. Quand le cordon qui occupe le pli convexe interposé est étroit les deux anses concaves se relient directement à travers le pseudo-péricycle recloisonné (V. fig. 100). Quand le cordon est large, des nappes procambiales libres descendantes, provenant de plis concaves situés plus haut sur la tige, finissent par relier l'un à l'autre les deux arcs procambiaux restés disjoints à droite et à gauche du cordon (fig. 99.)

Le plissement du procambium se répète ensuite indéfiniment, don-

nant naissance à la disposition polycyclique du système libéro-ligneux caulinaire.

Les cordons libéro-ligneux, dans la tige comme dans la feuille, n'ont aucune individualité anatomique réelle. Ils se constituent par association marginale de courants libéro-ligneux *tous descendants* d'origine quelconque, au hasard de la contiguité. Les courants libéro-ligneux qui forment le système libéro-ligneux caulinaire descendent tous des feuilles ou des rameaux. Il n'y a pas de cordons propres à la tige.

Les courants libéro-ligneux qui forment les cordons *profonds* aux étages supérieurs de la tige se continuent plus bas par les cordons périphériques et deviennent de plus en plus externes à mesure qu'ils descendent plus bas, soit qu'ils aient simplement un parcours oblique en bas et en dehors, soit qu'ils s'associent en route à d'autres cordons pour ensuite s'en détacher comme *rameaux d'accroissement* externes.

Malgré l'existence, dans la feuille comme dans la tige, du recloisonnement interlibéro-ligneux dont on a vu précédemment l'origine, il n'existe pas dans les cordons libéro-ligneux de couches secondaires bien caractérisées, formant comme un second faisceau entre les deux moitiés d'un faisceau préexistant. L'organisation générale de la tige explique cette particularité.

Les courants libéro-ligneux qui descendent des feuilles supérieures, au lieu de se prolonger sous forme de couches secondaires dans l'intérieur des cordons sous-jacents *se juxtaposent simplement* à ceux-ci, en contribuant par là à leur accroissement marginal, et généralement s'en séparent ensuite à un niveau inférieur sous forme d'un *rameau d'accroissement* de ces cordons. Ce rameau devient immédiatement *plus externe*, comme formé *plus tard* sur le procambium émigré *plus loin* du centre de la tige. Dans la feuille, les rameaux d'accroissement se constituent de la même manière, mais restent sur le même plan que le cordon principal.

Ces données générales permettent d'expliquer toutes les dispositions qu'offre l'appareil libéro-ligneux dans la tige et dans la feuille. Le mode de décours des cordons foliaires dans la tige n'est qu'un cas particulier des dispositions générales ; trois cordons deviennent profonds, quatre autres cordons ou quatre groupes de cordons demeurent externes, en alternance avec les premiers.

On trouvera en outre dans ce travail divers renseignements sur la structure du limbe de la feuille chez diverses *Nyctaginées*, sur les recloisonnements qui aboutissent à cette structure (V. fig. 20), sur l'origine, parfois variable, des tissus annexés aux faisceaux nervulaires et sur le développement de ces faisceaux (**Ch. IV § 4**), sur les gaines parenchymateuses périfasciculaires de quelques espèces (fig. 1, 2), enfin sur divers modes de coloration qui pourront rendre quelques services.

VU ET APPROUVÉ :

Le 5 decembre 1899

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

A. DE SAINT-GERMAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Caen,

E. ZEVORT.

EXPLICATION DES FIGURES

Lettres communes à toutes les figures

Ec, écorce. — **v**, tissu procambial. — **n**, liber. — **t**, vaisseaux ligneux. — **pp**, pseudo-péricycle. — **scl**, prosenchyme. — **fib. pp**, fibres pseudo-péricycliques. — **ép. sup**, épiderme supérieur (dans la feuille). — **ép. inf**, épiderme inférieur (dans la feuille). — **st**, tissu sous trachéen ou cellule sous trachéenne.

Toutes les figures sont orientées de la même manière. Le centre de la tige se trouve du côté du lecteur, au-dessous de chaque figure. Les feuilles sont censées relevées contre la tige. Leur épiderme supérieur, qui, dans cette position, fait face au lecteur, est par conséquent représenté en bas.

PLANCHE I.

1. *Boerhaavia viscosa.* Limbe de la feuille adulte. Coupe transversale montrant un faisceau nervulaire et sa gaîne parenchymateuse, **g**. — **p**. tissu palissadique, **l** tissu lacuneux, **st. g**. tissu sous-trachéen contribuant à la formation de la gaîne. Cf. fig. 6, 7, 8, 9. Les cellules marquées d'un * sont les cellules figurées en ponctué sur la fig. 3. (Chap. IV, 1). Gross. 235.

2. *Id.* Nervure de moyenne importance montrant la gaîne **g**, plus réduite que dans le cas précédent. Gross. 235.

3. *Id.* Petite nervure vue longitudinalement par transparence dans sa gaîne. Mêmes lettres que fig. 1. Les cellules figurées en ponctué correspondent aux cellules marquées d'un astérisque fig. 1. Gross. 235.

4. *Bougainvillea spectabilis.* Coupe transversale du limbe de la feuille adulte. épiderme inférieur, assise palissadique **p**, et première assise lacuneuse **l**. En **s. e.** recloisonnement de l'épiderme sous un poil. (Chap. IV, 1). Gross. 235.

5-6-7-8-9-10. *Oxybaphus viscosus.* Feuille très jeune. Coupes transversales montrant les stades successifs de la différenciation procambiale et la situation des premiers éléments libéro-ligneux. Les numéros indiquent l'ordre d'apparition des cloisons. (Chap. IV, 4, **a**). Les * de la fig. 10 indiquent l'origine de la cinquième assise du mésophylle. (Chap. IV, 3). La fig. 9 est relative à une feuille plus âgée. Gross. 360.

11. *Oxybaphus viscosus.* Calice (pièces pétaloïdes) ; nervure latérale très jeune. Au-dessus de la nervure (*) recloisonnement du mésophylle. (Chap. IV, 4. **b**). Gross. 360.

12. *Id.* Involucre (pièces sépaloïdes) dans une fleur très jeune. Montrant les premières phases du recloisonnement procambial **v** dans la nervure médiane. (Chap. IV, 4, **c**). Gross. 300.

13. *Id.* Un peu plus âgé, **st** cellules sous trachéennes, * recloisonnement dans les cellules du mésophylle près du bord de la feuille. Gross. 300.

14. *Id.* Encore plus âgé. Gross. 235.

15. *Oxybaphus viscosus.* Jeune feuille, nervure médiane. Un élément procambial **pp** reste indifférencié à titre de pseudo-péricycle en dehors des tubes libériens **n**. (Chap. IV, 4 **d**). Gross. 235.

16. *Id.* Plus âgée. Les * indiquent les éléments pseudo-péricycliques. Les plus externes dérivent du procambium, les autres des tubes libériens. (Chap. IV, 5). Au-dessous des trachées, recloisonnement dans le tissu sous trachéen **st** (zône ponctuée). **N** nervure latérale. Gross. 235.

17-18. Recloisonnement (*) au bord du limbe, dans les feuilles très jeunes, 17 chez *Bougainvillea spectabilis*, 18 chez *Oxybaphus viscosus*. (Chap. IV, 3). Gross. 300.

19. Recloisonnement observé dans une feuille pérulaire de *Pisonia nitida* montrant l'origine commune des deux assises **f** et **c** du mésophylle, (Ch. IV, 3). Gr. 235.

20. Schéma indiquant les recloisonnements qui aboutissent à la structure définitive du limbe des feuilles. (Ch IV, 3).

21. *Bougainvillea spectabilis.* Jeune feuille. Anastomose de deux nervules, l'une coupée transversalement, l'autre longitudinalement. (Chap. IV, 4 **a**). Gross. 235.

PLANCHE II.

22. *Bougainvillea spectabilis.* Nervure médiane d'une très jeune feuille. Arc procambial continu. Quelques cloisons dans les éléments sous épidermiques (ponctués) annoncent la constitution du segment procambial interne (ventral). (Chap. IV, 6). Gross. 235.

23. *Même espèce.* Nervure médiane d'une jeune feuille. Arc procambial différencié en cordons procambiaux, **DEF** (deux d'entre eux offrent un commencement de différenciation libéro-ligneuse) et en rayons médullaires **R**. Les éléments ponctués appartiennent au segment ventral **B** de cet arc. Les éléments marqués d'astérisques **A** forment une zône procambiale libre (Chap. IV, 6-7). Gross. 235.

24. **a. b. c.** Schéma indiquant l'origine de la zône procambiale libre de la fig. 23. **a. b. c.** niveaux successifs d'une même nervure médiane. (Chap. IV, 7).

25. **a. b. c.** Schéma indiquant le raccord d'un arc procambial latéral et de l'arc procambial médian chez les *Mirabilis*, etc... La partie épaisse **p** de l'arc latéral indique le ruban procambial primitif, la partie ponctuée les zônes de formation plus tardive. Les lettres se correspondent de **a** en **b** et **c**. La zône **A** comme fig. 24. (Chap. IV, 8).

26. **1** et **2** **a. b. c.** *Id.* chez *Pisonia nitida*, etc., avec indication de l'orientation des faisceaux. (Chap. IV, 8).

27. *Pisonia nitida.* Jeune feuille. Partie latérale de l'arc procambial montrant (éléments ponctués) une zône procambiale libre correspondant à **a i** fig. 26, **1 c** (Chap. IV, 8). La zône qui répondrait à **a e** n'existe pas à cette époque au niveau considéré. Gross. 235.

28. *Oxybaphus viscosus.* Jeune feuille. Faisceau médian offrant deux groupes de tubes libériens **A**. **B** accompagnés de pseudo-péricycle et séparés par un rayon médullaire de formation *consécutive* **R** (Chap. V, 1). Les astérisques indiquent le recloisonnement sous trachéen. Gross. 235.

29. Schéma montrant le mode d'insertion des nervures latérales sur la nervure médiane, **a** à la pointe de la feuille adulte, **b c d** plus bas vers le pétiole. Cf. fig. 61 à 65. (Chap. V, 2-3).

30. *Oxybaphus viscosus.* Axe floral jeune. Recloisonnement procambial dans la sixième assise au-dessous de l'épiderme. Trois jeunes cordons libéro-

ligneux **F**. Rayons médullaires en **R**. Tubes libériens externes **n** au contact de l'écorce. Donc pas de pseudo-péricycle *procambial*. Il apparaîtra par la suite un pseudo-péricycle libérien. (Chap. VII). Gross. 235.

31. *Id.* Beaucoup plus jeune. L'écorce n'a pas encore son épaisseur de cinq cellules. Un seul tube libérien est caractérisé. Il reste quelques éléments pseudo-péricycliques procambiaux entre lui et l'écorce (éléments ponctués). Gross. 360.

32. Cordon médian des figures précédentes beaucoup plus âgé. Recloisonnement dans le pseudo-péricycle au dos des tubes libériens en activité. (Chap. VII). Gross. 235.

33. *Mirabilis Jalapa*. Tige très jeune. Recloisonnement procambial. Le procambium a donné naissance à deux jeunes cordons **F**, dont l'un n'offre encore aucun tube libérien. Entre eux il a produit du tissu médulloïde **R** (rayon médullaire). Le recloisonnement procambial est nettement *enveloppant* dans le cordon du côté droit. (Chap. VIII, 1). Gross. 235.

34. *Id.* Plus jeune. Bourgeon axillaire à développement lent. Procambium ponctué. Elément pseudo-péricyclique procambial (**pp**) au dos du tube libérien. Gross. 360.

35. Transformation des tubes libériens **n** en pseudo-péricycle **pp**, et recloisonnement de ce tissu dans la tige très jeune de *Mirabilis Jalapa*, au dos des cordons **H** de la fig. 84 (Chap. VIII, 2, **a**). Gross. 360.

36. *Bougainvillea spectabilis*. Tige très jeune. Cordons profonds, après un commencement d'émigration externe du procambium formateur **v** (Chap. VIII, 2, **a**). Gross. 235.

37. *Oxybaphus floribundus*. Tige assez développée. Recloisonnement procambial et tubes libériens externes des faisceaux *au contact de l'écorce*. Ni pseudo-péricycle ni péricycle. (Chap. VIII, 3). Gross. 235.

PLANCHE III.

38. *Mirabilis Jalapa*. Tige peu âgée. Recloisonnement procambial *enveloppant* autour d'un jeune faisceau. Le recloisonnement (**v**) se trouve *au contact de l'écorce* (sans pseudo-péricycle ni péricycle interposé) sur les côtés du faisceau, et passe derrière lui dans un pseudo-péricycle (**pp**) d'origine libérienne. (Chap. VIII, 3). Gross. 235.

39. *Même espèce*. Tige peu âgée. Figure montrant la formation des éléments libériens externes au contact même de l'écorce (dans les faisceaux périphériques). A droite du faisceau, rayon médullaire sans pseudo-péricycle. Il y en a au contraire dans le rayon médullaire de gauche (éléments ponctués). (Chap. VIII, 3). Gross. 235.

40. *Même espèce*. Tige assez âgée. Le recloisonnement passe au dos d'un cordon périphérique dans un pseudo-péricycle (**pp**) dont les éléments offrent encore très manifestement *l'épaississement nacré* caractéristique des tubes libériens. (Chap VIII, 3). Gross. 235.

41. *Pisonia nitida*. Tige peu âgée. Montrant trois fibres pseudo-péricycles (**fib pp**) d'origine procambiale et un jeune faisceau dont les tubes libériens externes, en contact avec l'écorce, commencent à se transformer en *pseudo-péricycle* (libérien) **pp** par élargissement de leur cavité et perte de l'épaississement nacré. (Chap. VIII, 3). Gross. 235.

42. *Bœrhaavia viscosa*. Tige peu âgée. Deux faisceaux périphériques. Le pseudo-péricycle **pp** disparaît dans le rayon médullaire **R**, à mi-distance des deux faisceaux, où le recloisonnement procambial est ponctué. (Chap. VIII, 3). Gross. 235.

43. *Bougainvillea spectabilis*. Tige assez âgée. **fib p p** fibres pseudo-péricycliques. Il existe en outre du pseudo-péricycle mou **p p** entre le recloisonnement procambial et ces fibres, sauf en **a** (où se constituera prochainement un nouveau cordon) et en **b c** au dos des massifs déjà constitués, où le recloisonnement procambial passe dans le pseudo-péricycle au contact des fibres. (Chap. VIII, 3). Gross. 235.

44. *Mirabilis Jalapa*. Tige très jeune. Recloisonnement procambial en boucle derrière les cordons **H** de la fig. 84 sur le parcours des rameaux d'accroissement. (Chap. IX, 2, **b**). Gross. 235.

45. Schéma d'un cordon libéro-ligneux à deux portions ligneuses (Cordon **H**, fig. 84). (Chap. IX, 2, **b**).

PLANCHE IV.

46 à 58. *Mirabilis Jalapa*. Appareil libéro-ligneux médian de la feuille depuis le sommet de la nervure médiane jusqu'à l'entrée des cordons libéro-ligneux dans la tige (fig. 58). Les cordons libéro-ligneux n'ayant aucune individualité anatomique réelle, les lettres sont de simples points de repère pour la description. (Chap. VI, 1). La fig. 53 est typique.

58-60. Décours des faisceaux foliaires dans la tige. *Même espèce*. Le ponctué de la fig. 60 indique le plissement théorique de l'arc foliaire. (Chap. X, 1).

61-67. *Oxybaphus viscosus*. Système libéro-ligneux de la nervure médiane. Mêmes observations que pour *Mirabilis*. (Chap. VI, 2). Les fig. 66 et 67 sont particulièrement typiques.

68-71. *Bougainvillea spectabilis*. Id. (Chap. VI, 3). La fig. 70 est particulièrement typique.

72-76. *Pisonia nitida*. Id. (Chap. VI, 4). La fig. 75 est typique pour la base du limbe, la fig. 76 pour le pétiole.

77. *Neea sp.* Nervure médiane du limbe. (Chap. VI, 5).

PLANCHE V.

78 à 90. Coupes transversales schématiques montrant le parcours vertical des courants libéro-ligneux des diverses provenances dans la tige des Nyctaginées.

m l l cordons foliaires qui deviennent profonds à la rentrée de la trace dans la tige (**m** cordon médian, **l** cordons latéraux).

int col cordons *externes*, **int** cordons intermédiaires, **col** cordons collatéraux. (Cf., fig. 60).

1 désigne les cordons de la première trace foliaire (ou de la première paire de traces) à partir du haut, **2** les cordons de la seconde, etc...

1 R cordons rameaux *profonds* rentrants au même nœud que la trace foliaire 1, **1 r** cordons *externes*.

d droit.

g gauche.

78-79-80. *Abronia umbellata*. (Cf., fig. 91). (Chap. XI, 2, **a**).

81-82-83. *Boerhaavia viscosa* (Cf., fig. 92) (Chap. XI, 2, **b**).

84-88. *Mirabilis Jalapa*. 85 à 88 représentent la moitié seulement de la tige, correspondant à la partie supérieure de la fig. 84. (Chap. XI, 2, **c**). (Cf., fig. 93). Dans la fig. 84, lisez **hg** (au lieu de **Hg**) le petit cordon symétrique de **hd**.

89. *Pisonia nitida*. (Chap. XI, **d**). Cf., fig. 94).

90. *Bougainvillea spectabilis*. (Chap. XI, **f**). (Cf., fig. 96).

PLANCHE VI

91-96. Parcours schématique des traces foliaires indiquant *d'une manière générale seulement* (voir le texte) le point de départ des rameaux d'accroissement et des cordons divers qui constituent les faisceaux périphériques. Une des traces foliaires est figurée en traits pleins, les autres en ponctué. Les figures se rapportent à la partie profonde du système libéro-ligneux caulinaire. Les cordons terminés en flèche vers le bas passent à ce niveau à un plan plus externe.
Lettres comme fig. 78-90.

91. *Abronia umbellata*. (Cf., fig. 78-80).

92. *Bœrhaavia viscosa*. (Cf., fig. 81-83).

93. *Mirabilis Jalapa*. (Cf., fig. 84-88).

94. *Pisonia nitida*. (Cf., fig. 89).
Quelques-uns des cordons externes sont figurés en traits plus fins.

95. *Pisonia aculeata*. (Chap. XI, **e**).

96. *Bougainvillea spectabilis*. (Cf., fig. 90). Ensemble des traces.

97-100. Explication de la structure polycyclique des tiges chez certaines Cyclospermées. (Chap. III).

97. Tige de Caryophyllée ordinaire (normale). **A** étage supérieur de cette tige. **B** étage inférieur.
a a arc procambial de l'étage **A**. La nappe procambiale qui en descend vient coïncider avec le procambium de l'étage **B** puis, à l'âge adulte, avec la zône interlibéro-ligneuse des faisceaux. **Ec** écorce.

98. Tige de *Tetragonia* (Aizoacée). Id. A l'étage **B**, plissement de l'arc procambial propre à cet étage (**D E F G H**), par apparition de pseudo-péricycle **Pp** au dos des faisceaux. La nappe procambiale qui descend de l'étage supérieur **A** se continue dans ce pseudo-péricycle (à l'étage **B**), sans prendre contact avec le procambium propre à cet étage ni, à l'âge adulte, avec le cambium interlibéro-ligneux des faisceaux.

99. Tige de Nyctaginée. Plissement de l'arc procambial **a a** à l'étage supérieur **A**, par apparition, derrière les faisceaux de pseudo-péricycle **Pp**. A l'étage **B** le procambium propre à cet étage **B** n'offre qu'un seul pli beaucoup plus large **F B F**. Les nappes procambiales qui descendent des anses concaves **a a** de l'étage **A** se continuent à l'étage **B** en **aa** dans le pseudo-péricycle.

100. Comme **B** fig. 99. Mais les arcs procambiaux **F F** se relient l'un à l'autre au dos du faisceau avant que les zônes **a a** aient eu le temps de descendre de **A** en **B**.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

INTRODUCTION. Objet et Plan de ce Travail 5
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 9
CHAPITRE I. Historique 15
CHAPITRE II. Technique 27
CHAPITRE III. Procambium et cambium — Faisceaux primaires et faisceaux secondaires chez les Nyctaginées 31
§ I. La zône de recloisonnement périphérique émane du procambium primitif 31
§ II. Caractères différentiels du procambium et du cambium secondaire dans les tiges ordinaires 32
§ III. Le procambium chez les Nyctaginées, valeur du recloisonnement interlibéro-ligneux 34
§ IV. Tissus non vasculaires qui dérivent du procambium, origine du pseudo-péricycle 35
§ V. Aspect des tissus libéro-ligneux 36
§ VI. Procambium à évolution lente 37
§ VII. Développement des zônes procambiales sur les sections transversales et des nappes procambiales descendantes 37
§ VIII. Formation et valeur anatomique des cordons libéro-ligneux . . 41
CHAPITRE IV. Le procambium dans la feuille 43
§ I. Structure du limbe, situation des faisceaux nervulaires dans le parenchyme 43
§ II. Structure des pièces florales 46
§ III. Développement du parenchyme dans les feuilles et dans les pièces florales 46
§ IV. Origine du procambium dans la feuille et les pièces florales. . . 48
§ V. Evolution des éléments libériens. Origine du pseudo-péricycle et gaînes périfasciculaires 54
§ VI. Développement du procambium dans la nervure médiane des feuilles 56
§ VII. Superposition des étages successifs de l'arc procambial. Segment ventral et zônes procambiales libres 58
§ VIII. Zônes procambiales libres émanées des nervures latérales . . . 59
CHAPITRE V. Développement et structure définitive du système libéro-ligneux de la feuille 62
§ I. Formation des rayons médullaires, tantôt primitive, tantôt consécutive 62
§ II. Distribution et mode d'accroissement des cordons libéro-ligneux. 64
§ III. Course et orientation des cordons libéro-ligneux (données générales 65
CHAPITRE VI. Course des cordons libéro-ligneux dans la nervure médiane et le pétiole de quelques espèces 66
§ I. Mirabilis Jalapa et longiflora. 66
§ II. Oxybaphus viscosus 70

Pages

§ III. Bougainvillea spectabilis 71
§ IV. Pisonia nitida 72
§ V. Autres espèces. 75
CHAPITRE VII. Le procambium et les tissus libéro-ligneux dans les axes floraux 76
CHAPITRE VIII. Le procambium dans la tige et la différenciation des tissus libéro-ligneux 78
§ I. Origine du procambium dans la tige 78
§ II. Tissus qui dérivent du procambium. Cordons libéro-ligneux et rayons médullaires. Différenciation des cordons profonds. Emigration apparente du procambium vers l'écorce. Pseudo-péricycle au dos des cordons et dans les rayons médullaires 79
§ III. Aspect objectif du procambium et du pseudo-péricycle. Apparition des cordons périphériques dans le procambium chez diverses Nyctaginées et aux différents âges 82
CHAPITRE IX. Développement graduel et structure générale du système libéro-ligneux foliaire. 86
§ I. Direction (ascendante ou descendante) de la différenciation libéro-ligneuse. 86
§ II. Accroissement des cordons libéro-ligneux par expansion marginale et par émission de rameaux d'accroissement. 87
§ III. Réseau anastomotique nodal des Mirabilis et anastomoses interfasciculaires 89
§ IV. Déplacements latéraux des cordons au cours de leur descente dans la tige 90
CHAPITRE X. Type de décours des faisceaux foliaires dans la tige. Développement de la trace foliaire 91
§ I. Type de décours des faisceaux foliaires chez les Nyctaginées. Plissement de l'arc foliaire à la rentrée dans la tige 91
§ II. Développement de la trace foliaire. Mode de complication du système libéro-ligneux foliaire 92
§ III. Signification anatomique du type de décours 93
§ IV. Les traces raméales 94
CHAPITRE XI. Origine supérieure des divers cordons de la tige et parcours vertical de ces cordons 95
§ I. Données générales. 95
§ II. Etude spéciale de quelques tiges :
a. Abronia umbellata. 96
b. Boerhaavia viscosa. 99
c. Mirabilis Jalapa 100
d. Pisonia nitida 103
e. Pisonia aculeata. 106
f. Bougainvillea spectabilis 106
CHAPITRE XII. Conclusions. 109
EXPLICATION DES FIGURES 114

Caen. — Imprimerie E. LANIER, 1 et 3, rue Guillaume. — B. 703

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

I. Zoologie : Morphologie des Mollusques.

II. Géologie : La craie du bassin de Paris (du Turonien au Danien) : les conditions de son dépôt et les modifications qu'elle a subies postérieurement.

VU ET APPROUVÉ :

Le 5 décembre 1899

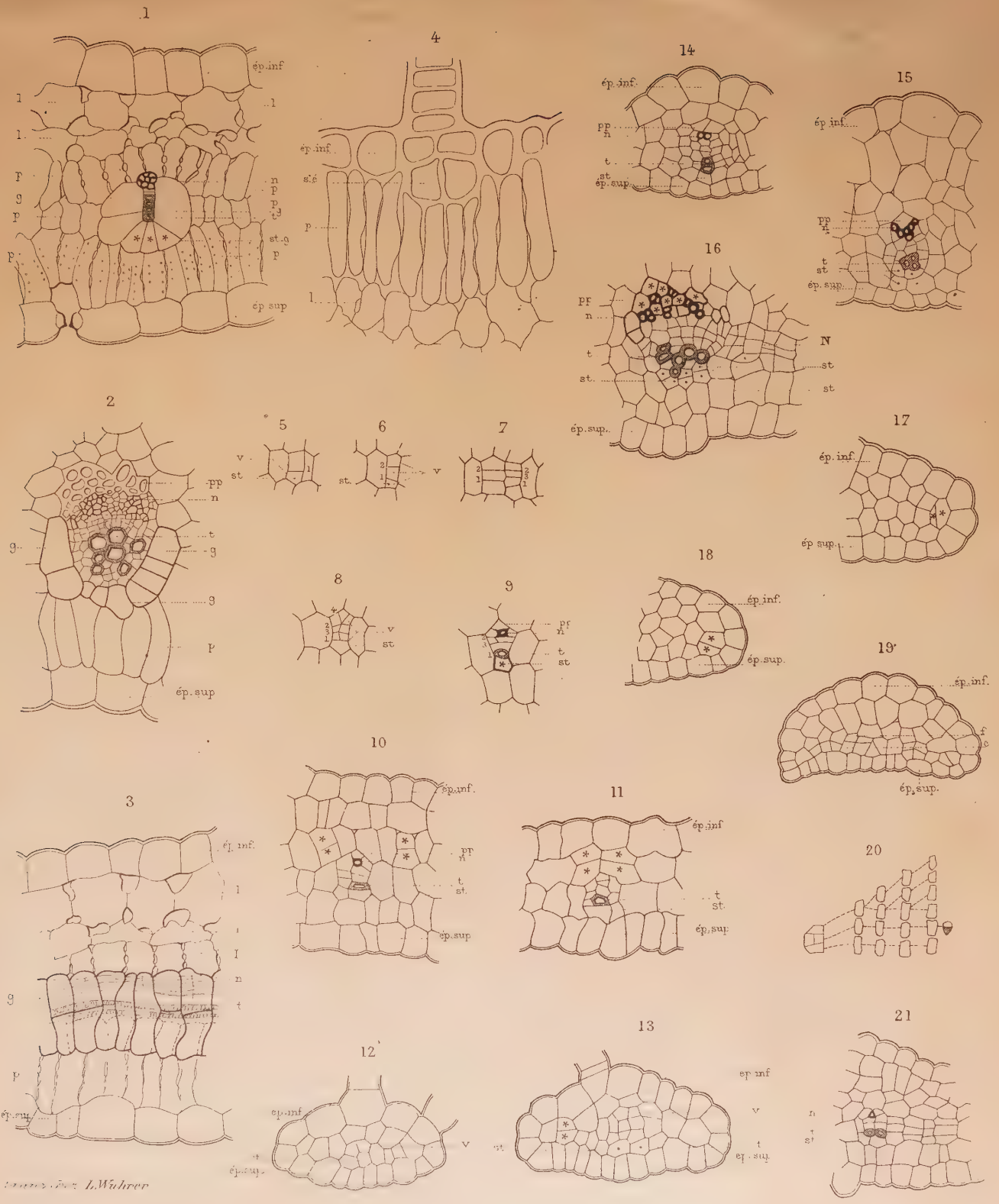
Le Doyen de la Faculté des Sciences,

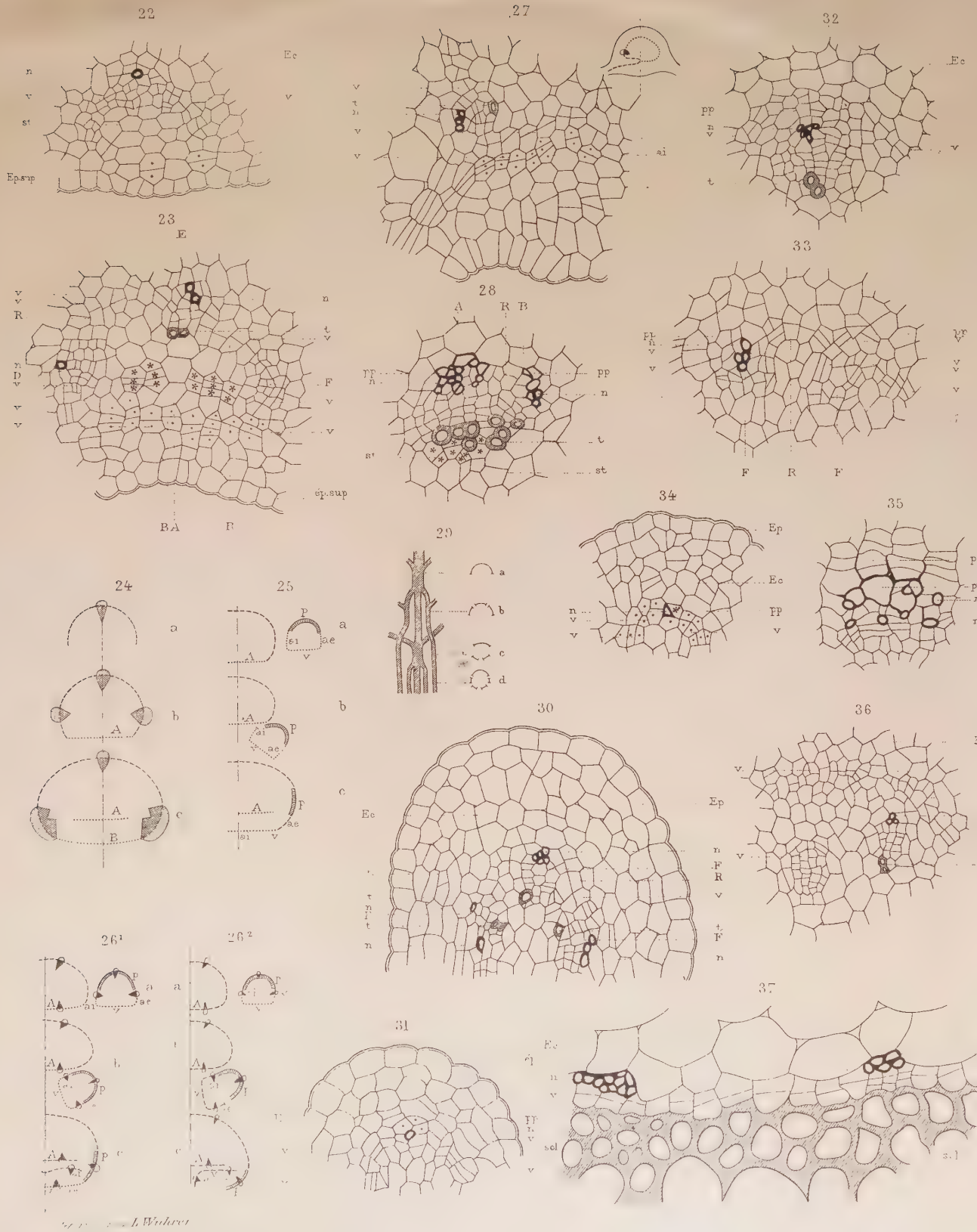
A. de SAINT-GERMAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

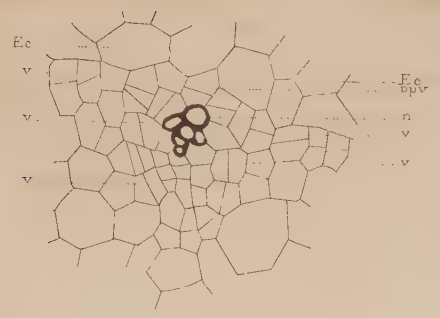
Le Recteur de l'Académie de Caen,

E. ZEVORT.

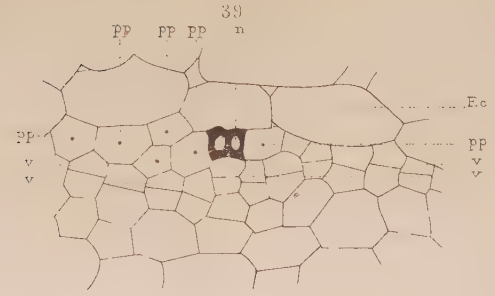

1
ép. inf
ép sup
2
pp
n
t
g
p
ép. sup
3
ép. inf.
ép. sup
4
ép. inf.
p
5
v
st
6
st.
v
7
8
v
st
9
pf
n
t
st
10
ép. inf.
pf
n
t
st.
ép. sup
11
ép. inf
t
st.
ép. sup
12
ép. inf.
v
13
ép. inf
v
t
ép. sup
14
ép. inf.
pf
n
t
st
ép. sup
15
ép. inf.
pp
n
t
st
ép. sup.
16
pf
n
t
st.
N
st
st
ép. sup.
17
ép. inf.
ép sup.
18
ép. inf.
ép. sup.
19
ép. inf.
ép. sup.
20
21
n
st


22
Ec
n
v
st
Ep.sup
23
E
v
v
R
n
t
v
n
D
F
v
v
v
v
ép.sup
B A R
27
v
t
n
v
v
si
28
A R B
pp
n
t
st
32
Ec
pp
n
v
v
t
33
pp
v
v
v
F R F
34
Ep
Ec
pp
n
v
35
pp
pp
n
n
29
a
b
c
d
24
a
b
A
c
A
B
25
p
a
si
ae
v
b
A
si
p
ae
c
A
F
ae
si
v
30
Ec
Ep
n
F
R
v
t
F
n
36
Ec
v
v
v
n
v
t
26¹
26²
31
Ec
n
v
pp
n
v
v
37
Ec
n
v
scl
scl

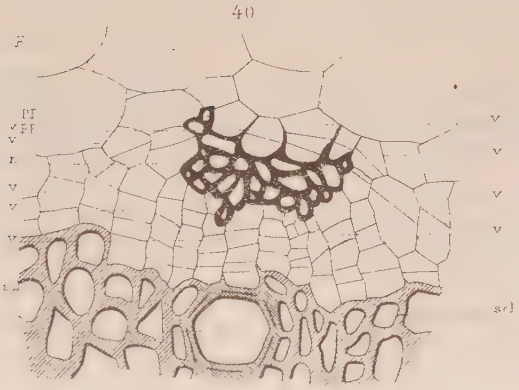
38



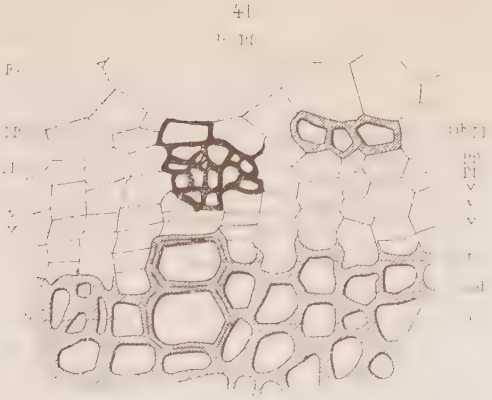
39



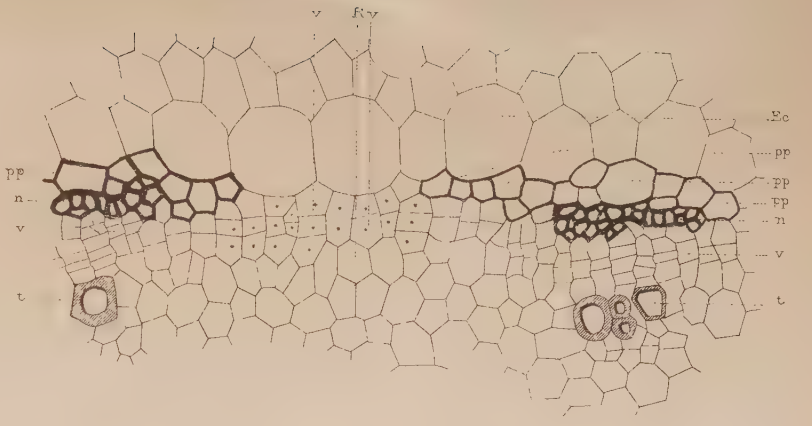
40



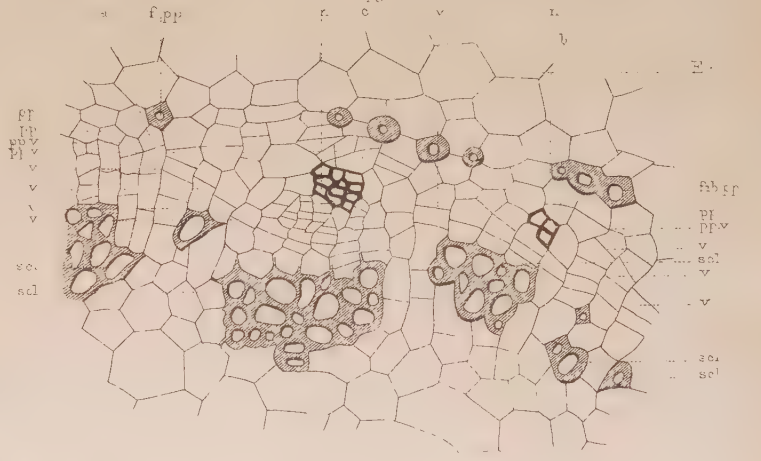
41



42

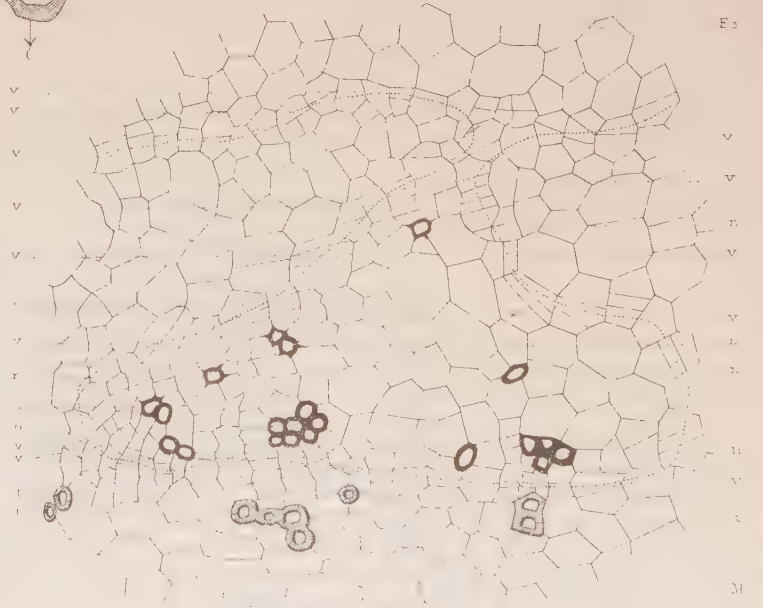


43



45

44



Mirabilis Jalapa

46

47

48

49

50

51

52

53

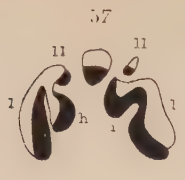
54

Grave. chez L. Wuhrer

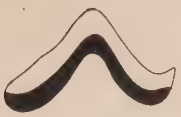
55

56

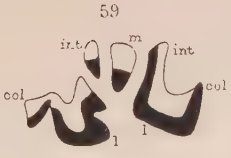
57



58



59



60

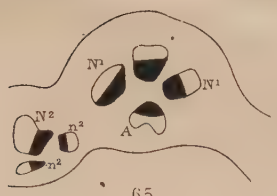
Oxybaphus viscosus

61

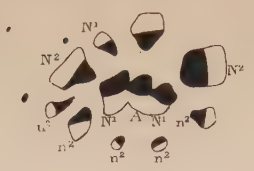
62

63

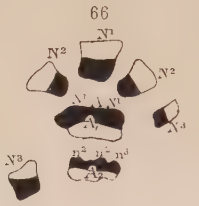
64



65



66



67

Bougainvillea spectabilis

68

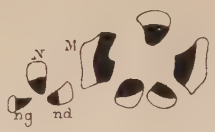
69

70

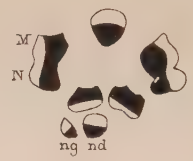
71

Pisonia nitida

72



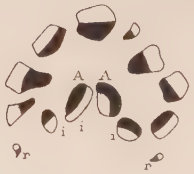
73



74

75

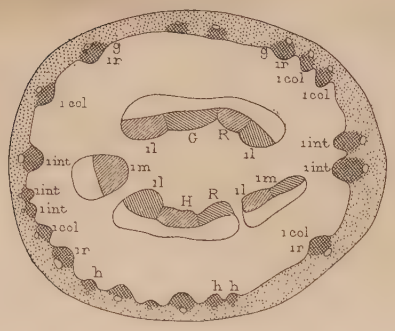
76



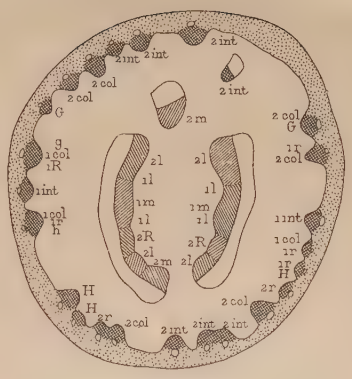
Neea

77

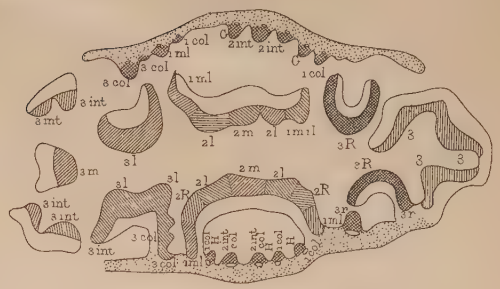
78



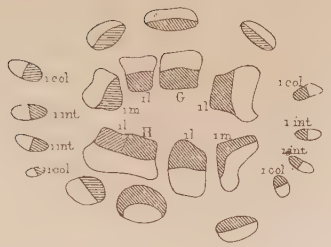
79



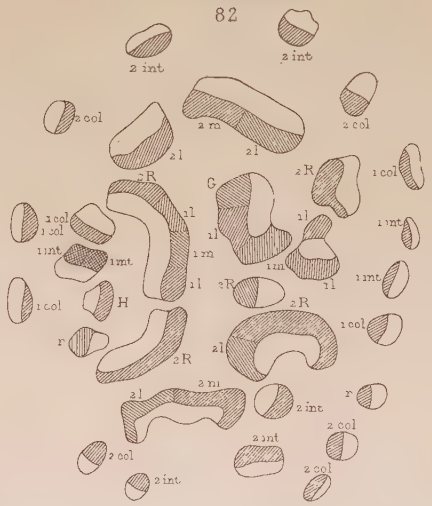
80



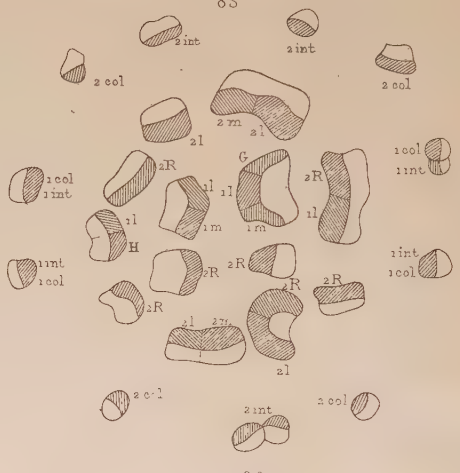
81



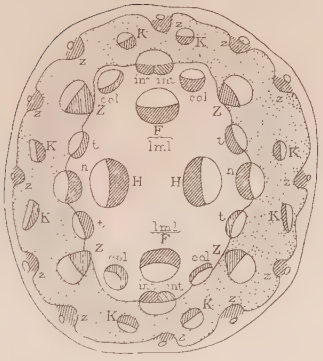
82



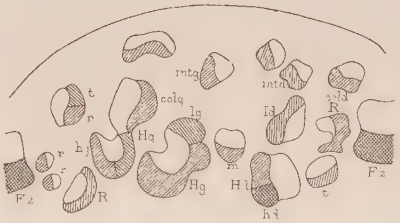
83



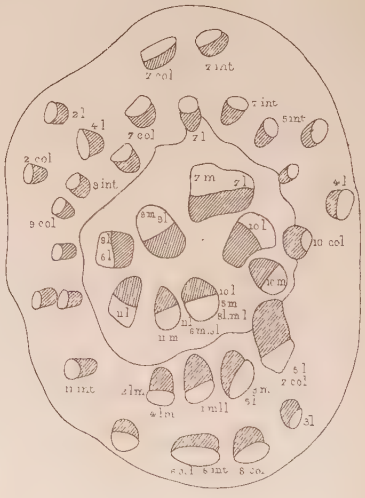
89



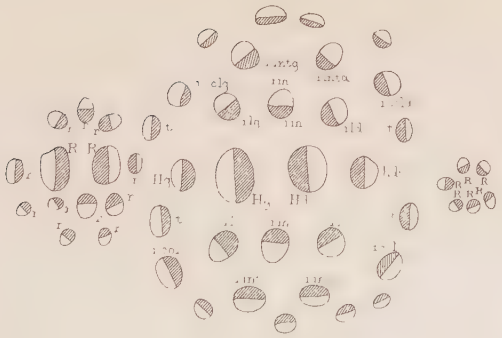
85



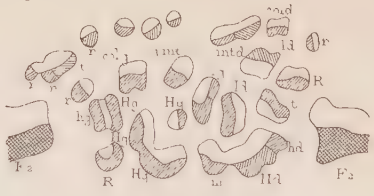
90



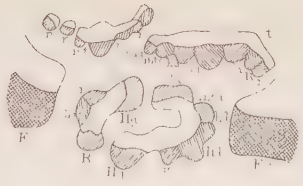
84



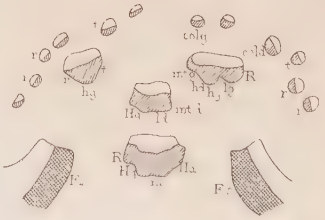
86



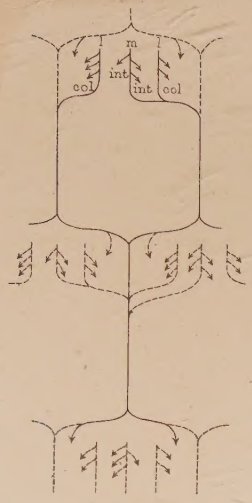
87



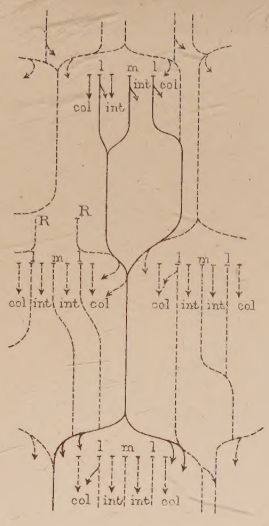
88



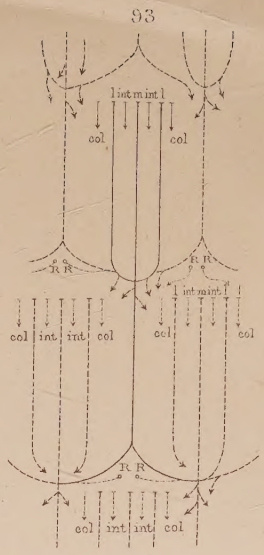
91



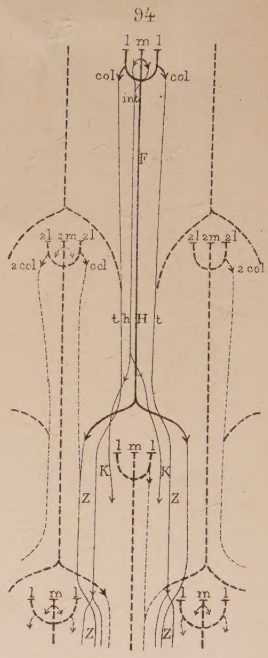
92



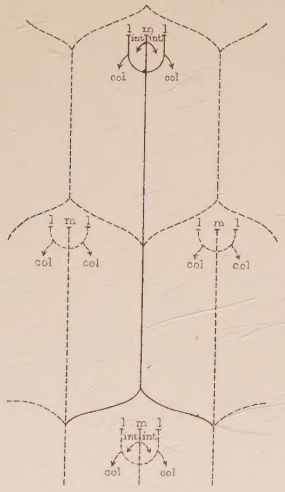
93



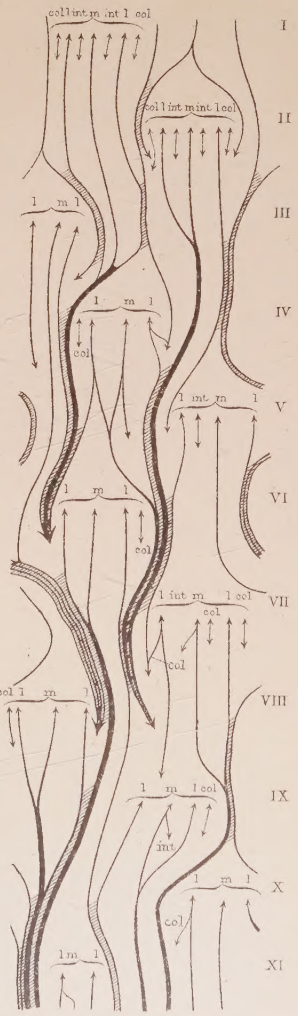
94



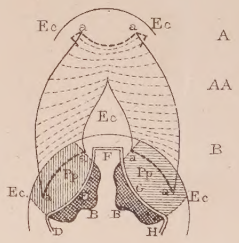
95



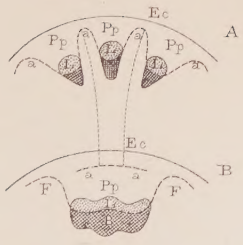
96



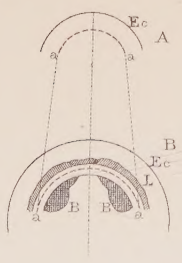
98



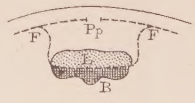
99



97



100



Imp. chez L. Wiihrer.